

ÉCOLE SUPÉRIEURE DE PHARMACIE DE PARIS

THÈSE PRÉSENTÉE AU CONCOURS D'AGRÉGATION DU 1^{er} MAI 1894

(Section d'Histoire naturelle et Pharmacie.)

La Fleur femelle
DES
CONIFÈRES

PAR

MAXIME RADAIS

Docteur ès-sciences naturelles, Chef des travaux micrographiques
à l'École supérieure de Pharmacie de Paris.



PARIS

J. MERSCH, IMPRIMEUR

22, PLACE DENFERT-ROCHEREAU, 22

—
1894

ÉCOLE SUPÉRIEURE DE PHARMACIE DE PARIS

THÈSE PRÉSENTÉE AU CONCOURS D'AGRÉGATION DU 1^{er} MAI 1894

(Section d'Histoire naturelle et Pharmacie.)

La Fleur femelle
DES
CONIFÈRES

PAR

MAXIME RADAIS

Docteur ès-sciences naturelles, Chef des travaux micrographique
à l'École supérieure de Pharmacie de Paris.



PARIS

J. MERSCH, IMPRIMEUR

22, PLACE DENFERT-ROCHEREAU, 22

1894

JUGES DU CONCOURS

MM. MILNE-EDWARDS, *Président.*

BOURGOIN.

MARCHAND.

PRUNIER.

GUIGNARD.

GAY.

BOUVIER.

JUGES SUPPLÉANTS

MM. BEAUREGARD.

BÉHAL.

BOURQUELOT.

LEIDIÉ.

SECRÉTAIRE

M. MADOULÉ.

CANDIDATS

MM. RADAIS.

JADIN.

PLANCHON.

LA FLEUR FEMELLE DES CONIFÈRES

INTRODUCTION

Avant d'aborder la partie descriptive du sujet que nous nous proposons d'étudier, il convient de rechercher s'il est légitime d'appliquer le nom de *fleur* à l'appareil femelle et à ses annexes, chez les Conifères, et, dans le cas où l'expression serait applicable, dans quelles limites elle doit être comprise.

Dans la systématique actuelle, il est de convention de désigner sous le nom de *fleur* l'ensemble des organes essentiels et accessoires qui, chez les plantes vasculaires supérieures, concourent à la reproduction sexuelle. Cette convention établit la limite qui sépare de ce groupe élevé les plantes plus inférieures où l'appareil sexuel semble réduit à ses organes essentiels. Cependant, au fur et à mesure que nos connaissances ont pénétré plus avant dans l'étude des phénomènes de la reproduction, cette ligne de démarcation a perdu ce que l'observation superficielle lui conférait de trop absolu. Bien que les mêmes coupures aient été conservées, avec les noms que leur avaient assignés leurs créateurs, on sait aujourd'hui que certaines de ces expressions ont vieilli et ne suffisent pas pour justifier, dans l'état actuel de la science, les divisions systématiques qu'elles expriment.

Il en est ainsi pour les Phanérogames et les Cryptogames. L'apparence extérieure des appareils sexuels, qui a servi de base à cette division, est évidemment subordonnée à la perfection du mode d'observation; les phénomènes essentiels sont les mêmes et, pour préciser, la principale différence consiste dans le mode d'accès du gamète mâle au gamète femelle.

Si nous interrogeons l'évolution du règne végétal, les documents paléontologiques en main, nous voyons que cette différence est elle-même fonction d'une cause extérieure : l'adaptation de plus en plus parfaite des plantes supérieures à la vie terrestre et aérienne. C'est ainsi qu'au gamète mâle mobile (anthérozoïde cilié), portant en lui-même son appareil locomoteur et exigeant un milieu aquatique, se substitue le gamète immobile (cellule génératrice mâle des Phanérogames) qui emprunte à des organes accessoires (gemmation du tube pollinique) la faculté motrice qui lui permettra d'atteindre le gamète femelle.

C'est là, nous le répétons, la principale différence qui existe entre ces deux groupes de plantes, car, en ce qui concerne l'appareil femelle, c'est par d'insensibles transitions que s'effectue, d'un groupe à l'autre, l'adaptation progressive au nouveau mode de rapprochement des deux gamètes sexuels.

On s'accorde en effet à reconnaître une homologie complète entre le sac embryonnaire des Phanérogames et la macrospore des Cryptogames vasculaires. Mais, alors que, chez les Angiospermes, cet organe ne décèle plus l'homologie que par de faibles souvenirs ancestraux, on retrouve, nets et précis, chez les Gymnospermes, les appareils accessoires (prothalle femelle, archégones) qui précèdent, chez les Cryptogames vasculaires, la formation définitive de l'oosphère.

Par l'appareil femelle, la distance phylogénique entre ce dernier groupe et les Gymnospermes, semble donc moindre qu'entre ces dernières et les Angiospermes : le rapport est inverse quand on s'adresse au contraire à l'organe mâle.

Cette inégalité dans la différenciation des deux appareils sexuels n'a rien qui doive étonner, car, le gamète femelle restant toujours immobile, les variations adaptatives que manifeste l'appareil qui le fournit doivent être moins rapides et moins tranchées que celles qui atteignent le gamète mâle et l'appareil qui le produit.

Comme il importe de ne désigner sous le même nom que des organes présentant une homologie aussi parfaite que possible, on voit que, en partant du gamète femelle et en remontant de proche en proche vers les organes végétatifs, l'homologie des appareils reste nette et complète pour les deux groupes jusqu'au sporange des Cryptogames vasculaires que représente le nucelle chez les Phanérogames. Chez ces dernières, l'enveloppe immédiate qui revêt le nucelle établit une ligne de démarcation entre elles et les Cryptogames vasculaires. Quoique moins importante que la modification qui atteint le gamète mâle (perte de la motilité propre), cette

modalité différentielle est nette. Elle présente bien, dans le groupe qu'elle caractérise, une variation dans une des fonctions physiologiques de l'enveloppe : largement béante au sommet, chez les Gymnospermes, cette enveloppe donne accès au grain de pollen tout entier; chez les Angiospermes, l'orifice apical est étroit et ne laisse pénétrer que le sommet du tube pollinique. Mais c'est là une modification adaptative d'ordre secondaire, et l'enveloppe du nucelle est un appareil homologue dans les deux groupes par son développement, sa structure et son rôle protecteur immédiat. Si l'on désigne cette enveloppe sous le nom de *Tégument* et l'ensemble de l'appareil sous le nom d'*Ovule*, ces deux expressions peuvent être employées chez les Angiospermes et chez les Gymnospermes.

Mais si, remontant encore plus haut, on cherche à homologuer dans ces deux derniers groupes les appareils accessoires qui supportent ou accompagnent médiatement le sporange tégumenté, nous rencontrons des divergences d'opinions touchant la nature morphologique de ces appareils.

On ne peut donc les comprendre dans l'expression qui définit le groupe tout entier des Phanérogames qu'en enlevant à cette expression même la précision qui doit la caractériser. Si la fleur doit être l'apanage exclusif des Phanérogames, il faut comprendre sous ce nom le seul appareil qui soit comparable dans tout le groupe, c'est-à-dire l'ovule.

Cependant, nous ne voyons aucun inconvénient à donner au mot *fleur* une extension plus grande qui lui fasse comprendre certaines parties accessoires représentant des organes végétatifs plus ou moins modifiés, mais à la condition expresse de ne pas chercher à homologuer dans tout le groupe, par des expressions identiques, ces parties accessoires détournées de leur rôle habituel.

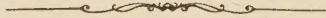
Nous ferons précéder l'étude de la fleur femelle des Conifères, d'une revue bibliographique de la question. L'exposé des nombreuses controverses qui ont agité ce sujet litigieux sera une utile préparation à l'exposé des faits les mieux établis.

Dans un premier chapitre, nous étudierons la Morphologie et la Physiologie générales de la fleur dans le développement de l'inflorescence, sa structure, ses rapports avec le système végétatif de la plante et les phéno-

mènes externes qui accompagnent et suivent immédiatement la pollinisation.

En raison de son importance, nous reporterons dans un second chapitre l'étude de la Morphologie et de la Physiologie spéciales des appareils reproducteurs proprements dits.

Nous terminerons cet exposé par des considérations générales sur la fleur femelle des Conifères.



HISTORIQUE

Les essais de description de la fleur femelle des Conifères ont, dès longtemps, soulevé des discussions scientifiques qui, d'abord localisées à ce groupe, s'étendirent ensuite aux Cycadées, puis aux Gnétacées, dont la parenté avec les Conifères fut bientôt reconnue.

On peut ajouter que, si les divergences d'opinion ont à peu près disparu, en ce qui concerne les parties intimes de la fleur, elles subsistent encore à l'heure actuelle pour l'interprétation morphologique des parties accessoires.

Comme on le verra par l'exposé qui suit, c'est d'abord sur l'étude de la morphologie externe des organes bien développés que s'appuyèrent les premières opinions émises. Plus tard intervint l'organogénie ou étude du développement externe des organes. La tératologie fut également invoquée. Enfin, la morphologie interne des organes adultes ou en voie de développement apporta, en dernier lieu, un puissant appoint à l'interprétation de la fleur.

Quant aux opinions successivement émises, elles peuvent se rattacher à deux chefs principaux dont le fondement commun est fourni par la comparaison de l'appareil femelle des Conifères à celui des plantes Phanérogames supérieures.

Tantôt, en effet, on a considéré comme une fleur complète le nucelle et l'enveloppe immédiate qui le revêt, tantôt on a donné à cette même formation la valeur morphologique de l'ovule des Phanérogames supérieures. L'interprétation des organes voisins a subi dès lors des variations en rapport avec l'une ou l'autre de ces deux conceptions originelles.

Quant à la valeur qu'il convient d'attribuer aux opinions successivement émises, nous devons l'apprécier en tenant compte de l'état général des connaissances scientifiques de l'époque et de la multiplicité des méthodes d'investigation mises en jeu pour les appuyer.

C'est pour répondre à cette double obligation que, tout en accordant une plus large place et une autorité plus grande aux idées récentes, appuyées sur des matériaux plus complets, nous croyons utile de mentionner les interprétations proposées dès la fin du siècle dernier.

Bien que cette revue soit un simple exposé analytique des mémoires consultés, nous avons cependant émis quelques notes critiques destinées à alléger les conclusions finales de notre étude. Ces remarques ont été renfermées entre crochets : [].

En 1767, **Trew** (1) fait observer que « les semences (*semina*) ou plutôt les ovules (*germina*) » des Conifères sont munis d'un stigmate à la manière d'un organe femelle. Il figure, à l'appui de son opinion, la fleur du Mélèze dans laquelle les stigmates se prolongent au-delà de la base de l'échelle. [Trew a donc vu le rôle physiologique de l'enveloppe immédiate du nucelle. Il ne peut exister aucun doute sur son intention d'attribuer à une dépendance immédiate de ce qui donnera la graine, le rôle que remplit le stigmate carpellaire des autres fleurs et, si cette attribution semble manquer de précision (« *semina vel potius germina* »), il ne faut pas oublier qu'à l'époque où écrivait Trew les données incertaines que l'on possédait sur la sexualité ne permettaient pas de définir nettement le moment où l'ovule commence à se transformer en graine.]

En 1789, **A.-L. de Jussieu** (2) précise la nature ovulaire de ce même organe ; mais, méconnaissant le rôle direct de l'orifice de l'ovule pour la réception du pollen, il considère comme style l'échelle ovulifère des *Abies*, et cette dernière comme un ovaire à deux loges étalées.

Smith et **Lambert** (1803) se rangèrent à cette opinion.

Schkuhr (3) (1803), et plus tard **Salisbury** (4) donnèrent, de la fleur femelle du *Pin*, une description qui ne diffère pas sensiblement de celle de Trew.

Cette opinion fut également celle de **Mirbel** et **Schubert** (5) en 1810, tant pour le *Pin* que pour toute la famille ; mais en 1812 (6) ces auteurs

1. Nova acta naturæ curiosorum, III, p. 453, tab. 13, fig. 23.

2. Genera Plantarum, p. 414.

3. Botan. Handbuch., III, p. 276, fig. 308.

4. Linn. soc. trans., VIII, 308.

5. Ann. Mus. Hist. nat., XV, p. 473. — *Examen des endorhizes et des exorhizes*.

6. Nouveau bull. des Sc., III, 73, 85, 121.

modifient leurs idées et voient dans l'enveloppe immédiate du nucelle un périanthe adhérent. Cette fleur s'accompagne d'une enveloppe extérieure accessoire que les auteurs considèrent comme une cupule, en la comparant à l'enveloppe extérieure des *Ephedra*. L'enveloppe interne, chez ce même genre, est en effet considérée par Mirbel et Schubert comme un ovaire dont le style et le stigmate font saillie hors de l'enveloppe externe. [C'est donc sur des homologies de position que se basent ces auteurs pour considérer comme une fleur périanthée ce qu'ils regardaient d'abord comme un ovule.]

En 1810, l'idée de Trew revêt plus de précision dans l'expression que lui donne **Targioni-Tozzetti** (1) en 1810. Cet auteur fait observer la différence qui existe entre la fécondation chez les Conifères et le même phénomène chez les Phanérogames supérieures (2). C'est l'ovaire ou, plus exactement, l'ovule qui, à l'exemple de ce qu'on voit chez les Cryptogames, reçoit directement la semence et la conduit jusqu'à l'embryon (3) (*ovarium, seu uterus, vel potius ovulum ipsum, ore hiante auram recipit et ad embryonem nudam immediate transmittit*). Targioni-Tozzetti ajoute que cette ouverture réceptrice, qui remplit, au sommet de l'ovaire, les fonctions du stigmate d'un pistil, se ferme ensuite pour inclure au sommet de la graine l'élément fécondateur. [Ces observations sont fort justes et, s'il reste encore quelque incertitude sur l'interprétation morphologique de l'appareil femelle que l'auteur appelle tour à tour ovaire et ovule, il ne peut y avoir de doute sur les attributions physiologiques que l'auteur entend concéder à cet appareil.]

La même année voit paraître un Mémoire de **Tristan** (4) sur le genre *Pinus*. Le duvet qui revêt l'extrémité des écailles internes ovulifères paraît à cet auteur remplir le rôle de tissu stigmatique. Par suite, l'écaille tout entière est un ovaire sans style et à deux loges. Les ovules sont insérés à la base.

En 1814, R. Brown (5) apporte quelques faits à l'appui des opinions de Mirbel et Schubert (1812).

1. Obs. bot. decas., 3, 4, 5. — *Annali del Museo di Firenze*, II p. 2^{de}, pag. 21, 1810.

2. La pollinisation et la fécondation étaient alors considérées comme deux phénomènes concomitants.

3. On sait qu'on admettait alors la préexistence de l'embryon au moment de la fécondation, dont le rôle se bornait à en provoquer le développement.

4. *Mémoire sur le genre Pinus*. Ann. Mus. Hist. nat., XVI, p. 240-253.

5. Flinder's voyage, II, p. 572.

En 1815, dans un traité didactique (1), Mirbel exprimant les idées précitées en ce qui concerne l'interprétation morphologique de l'organe femelle, y ajoute d'intéressants détails sur la constitution du cône. Chez les Cupressinées, les bractées grossissent au sommet et se serrent mutuellement pour enfermer les graines. Dans les *Juniperus*, elles deviennent charnues et forment une baie. Chez les *Larix*, *Cedrus*, *Pinus*, ce sont les pédoncules floraux qui deviennent écailleux et forment le cône par imbrication.

En 1826, **Robert Brown** (2) formule une interprétation de la fleur femelle des Conifères qui, identique au fond à celle de Trew et de Targioni-Tozzetti, emprunte une précision plus grande à la connaissance plus parfaite qu'on avait de l'ovule à cette époque. Le botaniste anglais affirme que les prétendues fleurs de Mirbel sont des ovules, comparables à ceux des autres plantes phanérogames. Ils n'en diffèrent que par l'apparence inégale de la surface apicale de l'amande (nucelle) et par une sécrétion dont elle semble être le siège. Mais ces différences peuvent être considérées comme des modifications d'adaptation.

Leur structure très simple et la perforation apicale de leur sommet doivent empêcher de les considérer comme des pistils : ce sont des ovules nus.

R. Brown se pose aussi la question de savoir si ces ovules naissent sur une feuille modifiée ou viennent directement de la tige, mais après avoir essayé de tirer quelques arguments des homologues qui doivent exister entre la fleur mâle et la fleur femelle, il ne se prononce pas catégoriquement sur ce point. Il incline cependant vers la première hypothèse.

[Robert Brown est généralement regardé comme le créateur de la gymnospermie (le mot fut créé plus tard par Lindley, d'après les idées de R. Brown) ; il n'est pas inutile de remarquer que Trew et Targioni-Tozzetti s'étaient exprimés dans le même sens avant l'illustré botaniste anglais.]

En cette même année parut le mémoire de **L.-C. Richard** (3) sur les Conifères et les Cycadées. Dans cette œuvre posthume, éditée par les soins de son fils, Achille Richard, le botaniste français considère l'ovule tégumenté de R. Brown comme une fleur composée d'un pistil et d'un périanthe.

1. *Éléments de Physiol. vég.*, II, p. 907.

2. *Sur la constitution de la fleur femelle des Cycadées et des Conifères*. Capt. King's voyage. — Londres, 1826. Appendix b. botany, p. 529-559, et Ann. Sc. nat., VIII, juin 1826, p. 211.

3. L. C. Richard. *Mémoire sur les Conifères et les Cycadées*, 1826.

C'est ainsi que, dans le *Ginkgo*, ces fleurs, portées à l'aisselle d'une feuille par de longs pédoncules, comprennent un périanthe atténué en cône au sommet où il se termine par une étroite ouverture. A l'intérieur de ce périanthe on trouve un ovaire adhérent dont le tiers supérieur seulement est libre. Au sommet de l'ovaire de petites glandules jouent le rôle de stigmate. Quant au rempart basilaire du périanthe, il doit être considéré comme une cupule analogue à celle du *Taxus*, dont les fleurs sont, d'autre part, construites comme celles du *Ginkgo*.

Les *Podocarpus* ont aussi des fleurs pédonculées et, de plus, retournées ; en outre, une enveloppe florale, formée de deux à quatre écailles très charnues et concrescentes, s'insère sur le pédoncule au-dessous de la fleur. Une écaille terminale, née à l'aisselle de l'une des précédentes, coiffe d'une saillie externe le périanthe retourné.

Chez les *Dacrydium*, c'est encore une écaille qui porte la fleur, mais au milieu de sa face supérieure : cette fleur, entourée d'ailleurs d'un *involucre* spécial, est à moitié retournée.

Les *Juniperus* offrent une inflorescence de deux ou trois fleurs incluses ensemble dans un *involucre* formé de feuilles soudées. Cet involucre constitue une enveloppe péricarpoïde charnue.

Chez les *Thuya*, *Callitris*, *Taxodium*, les fleurs sont solitaires ou groupées par deux ou plus, libres et dressées à l'aisselle d'écailles très accrues.

Chez les *Pinus*, *Abies*, on rencontre constamment, pour chaque écaille, deux fleurs retournées. L'écaille est d'ailleurs double et porte extérieurement un appendice souvent lobé. La situation retournée des fleurs se retrouve chez les *Araucaria*, *Agathis*, *Cunninghamia* ; mais ici les fleurs se prolongent en haut en un appendice membraneux qui s'applique à la partie supérieure de l'écaille.

Quant à l'écaille externe des Abiétinées, elle est analogue à l'appendice qu'on observe au sommet de l'étamine.

Richard s'élève contre la théorie de R. Brown. Cette théorie constituerait pour les plantes auxquelles elle s'applique une anomalie unique qui les éloignerait de tous les autres groupes : on ne connaît pas de plantes ayant des ovules nus et sans ovaire.

De plus, le micropyle d'un ovule est toujours une très petite ouverture, jamais saillante : que signifierait alors le tube proéminent qu'on observe chez les Conifères ?

Il est plus logique de considérer cette enveloppe comme un ovaire, d'autant que, après la fécondation, cette enveloppe prend un développe-

ment beaucoup plus comparable à celui d'un ovaire soudé à son périanthe qu'à celui d'un tégument ovulaire.

En résumé, L.-C. Richard considère le tégument ovulaire de R. Brown comme un périanthe et l'ovule inclus comme un ovaire clos portant un stigmate à son sommet.

[Le mémoire de Richard est intéressant et renferme des renseignements précieux; mais son interprétation de la fleur prête beaucoup à la critique. Il suffit de remarquer ici que le prétendu ovaire de la fleur ne présente en réalité que la structure d'un mamelon cellulaire où l'on ne peut différencier aucune enveloppe ovarienne.]

En 1833, **Lindley** (1) se range aux idées de R. Brown et dès 1836 (2) les applique à la classification, en créant la classe des Gymnospermes qu'il place entre les Monocotylédones et les Dicotylédones. En 1847 (3), il comprend dans les Gymnogènes les *Cycadacées*, *Pinacées*, *Taxacées*, *Gnétacées*. C'est la division actuellement admise pour les Gymnospermes.

Les classificateurs allemands adhèrent dès 1833 à la théorie de Robert Brown. **Endlicher** (4) considère nettement l'écaille porte-ovule comme un ovaire.

Cet ovaire se montre, chez les Abiétinées, à l'aisselle d'une bractée qui fait défaut chez les Cupressinées. La cupule des Taxinées est un disque charnu.

Endlicher rattache aux Conifères les genres *Ephedra* et *Gnetum*; il en distingue les Cycadées par la structure de leurs organes végétatifs, et les place en tête des Cryptogames (*Acrobrya*); comme, d'autre part, Endlicher comprend les Conifères dans la « Cohors I » des « *Acramphibrya* » (Dicotylédones), les Cycadées s'en trouvent séparées par les Monocotylédones et les Rhizanthées.

Blume (5) (1833) ne suit pas les idées d'Endlicher en ce qui concerne les genres *Ephedra* et *Gnetum*; il les sépare des Conifères et les réunit en une famille sous le nom de Gnétacées. Ces plantes ont un ovaire qui se développe à la maturité comme un péricarpe : ce n'est ni un involucre,

1. Nixus plantarum, p. 20.

2. Natur. syst. of Bot.

3. Vegetable Kingdom.

4. Genera plantarum. Flor. germ., fasc. I, Coniferæ, 1833.

5. *De novis quibusdam plantarum familiis expositio*. — Extr. dans les Ann. Sc. nat., II, 1834, p. 101-106.

comme le veut Richard, ni un périanthe, comme l'exprime R. Brown. Les Gnétacées se rapprochent des Casuarinées et s'éloignent des Cycadées plus que des Conifères, dont elles diffèrent d'ailleurs par les fleurs mâles.

En 1837 (1), **Schleiden**, admettant l'ovule tel que le conçoit R. Brown, émet une conception nouvelle sur la nature morphologique de l'échaille ovulifère des Abiétinées. Se fondant sur ce que, nulle part dans le règne végétal on ne trouve une feuille à l'aisselle d'une autre feuille (*nunquam folium in axilla folii*), il attribue à la bractée inférieure ou externe le rôle d'ovaire ou péricarpe à l'aisselle duquel naîtrait une production axile placentaire (*Spermophorum*) portant les ovules. C'est ce *Spermophorum* que représente l'échaille ovulifère.

Deux ans plus tard (2), Schleiden étend cette conception aux autres Conifères, avec quelques modifications.

Chez les *Taxus*, *Ephedra*, *Podocarpus*, *Dacrydium* et *Loranthacées* (3), l'ovule nu se montre comme la terminaison directe de l'axe floral.

Cet axe floral porte, au contraire, des branches secondaires ovulifères qui naissent, soit à l'aisselle de bractées ou feuilles implantées sur l'axe (*Pinus*, *Larix*, *Abies*, *Ginkgo*), soit directement sur cet axe sans bractée axillante (*Araucaria*, *Agathis*). Ces branches secondaires sont écailleuses et portent l'ovule (*Araucaria*, *Agathis*) ou les ovules (*Pinus*, *Abies*, *Larix*) sur leur face supérieure; chez le *Ginkgo*, elles sont cauliformes et ramifiées. Les ovules terminent chaque branche.

Schleiden ne s'exprime pas nettement sur les Cupressinées.

[En résumé, cet auteur donne à l'ovule et à son support immédiat une nature axile.]

Les opinions de Schleiden furent combattues par **David Don** avant même qu'elles ne fussent complètement publiées. Étudiant deux nouveaux genres de Conifères (4), *Cryptomeria* Don et *Athrotaxis* Don, cet auteur parle de la fleur femelle dans ce groupe de plantes et adopte les opinions de Brown touchant la nature ovulaire du corps reproducteur. Don est de même d'accord avec Schleiden et autres botanistes de cette époque pour reconnaître une nature gemmaire à cet ovule, mais il critique l'opinion du

1. *Einige Blicke auf die Entwicklungsgeschichte*, u. s. w. — Wiegmann's Archiv, p. 289, taf. 8, et *Beiträge zur Botanik*, p. 26.

2. *Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik*, 4^e édition, p. 496, 1839.

3. Schleiden comprend les Loranthacées parmi les Conifères à cause de leur ovule nu.

4. *Descriptions of two new genera of the natural family of plants called Coniferæ*, avril 1838. Trans. Linn. Soc., XVIII, 1839, p. 163, et Ann. Sc. nat. Bot., XII, 227-243, 1839.

botaniste allemand en ce qui touche l'interprétation du support ovulaire. Ce support était, pour Schleiden, un « *Spermophorum* » de nature axile et la bractée axillante un ovaire ou péricarpe. Don, citant le *Cryptomeria* qu'il décrit, prétend que le vrai péricarpe consiste ici en un verticille de feuilles soudées ensemble et avec la bractée, laquelle est une simple bractée florale. Les pointes de ces feuilles péricarpiques sont libres et les ovules semblent en relation numérique avec ces divisions du péricarpe. Chez le *Pinus bracteata*, on ne saurait distinguer des feuilles ordinaires les prétendus péricarpes de Schleiden, et, dans le plus grand nombre des cas, le passage entre ces appendices et les feuilles ordinaires est insensible. La transition est surtout frappante chez les *Athrotaxis* où l'épi femelle offre l'aspect d'une jeune branche. La bractée florale est ici bien développée.

Chez le *Cunninghamia* et les *Araucaria*, il n'y a qu'un seul organe qui se rattache à la feuille par des passages insensibles et remplit cependant la fonction de péricarpe; Don explique cette apparente anomalie en supposant que l'écaille ou péricarpe vrai et la bractée florale se sont soudées en croissant dès le jeune âge.

Enfin, la meilleure preuve du caractère végétatif des prétendus péricarpes de Schleiden est fournie par les *Callitris* dont toutes les espèces ont un nombre de péricarpes correspondant à celui des feuilles.

Il faut donc regarder les écailles internes des Conifères comme des péricarpes étalés, dont le placenta n'occupe qu'une portion restreinte.

D'ailleurs, les exemples de bourgeons issus de feuilles ne sont pas rares, comme semble le croire Schleiden, et Don cite un certain nombre d'exemples (*Bryophyllum kalanchoe*, *Rochea*, *Echeveria*, *Cardamine pratensis*, *Brassica*, *Cheiranthus cheiri*) à l'appui de cette opinion.

En 1839, **A. Henry** (1) tire, des homologues, selon lui nécessaires, entre la fleur mâle et la fleur femelle, un argument en faveur de l'interprétation de l'écaille ovulifère comme une feuille.

En 1843, **Mirbel** et **Spach** (2) s'expriment nettement sur la valeur morphologique de la fleur femelle des Conifères qu'ils considèrent comme « un nucelle conique contenu dans un ovaire béant ».

[C'est reconnaître que la portion femelle de cette fleur comparée à celle

1. Nova acta Ac. L., car. XIX, 1839, p. 87.

2. Notes sur l'embryogénie des *Pinus Laricio*, des *Thuja or.* et *occ.* et du *Taxus baccata*. Ann. Sc. nat. Bot., 2^e S., t. XX, 1843.

des autres Phanérogames, comporte une réduction que ces auteurs font porter sur le tégument ovulaire qui disparaît. Nous verrons cette idée reprise plus tard par d'autres botanistes, notamment par Baillon, et appuyée d'arguments plus précis.]

En 1844, **Brongniart** (1) écrivant, dans le Dictionnaire universel d'histoire naturelle, un article sur les Conifères, exprime l'opinion que, dans les Abiétinées, l'écaille interne est un produit de dédoublement de la bractée externe.

[Nous verrons cette appréciation reprise et commentée plus tard par d'autres auteurs et notamment par Sachs et Eichler.]

Dans sa Thèse de 1837, **Hugo Mohl** (2) affirme qu'il ne peut y avoir divergence d'opinion sur la structure de la fleur femelle des Conifères après les remarquables travaux de R. Brown.

Mais, en 1845, l'auteur apporte quelques modifications à cette manière de voir.

Chez le Pin, la feuille carpellaire, qui porte les ovules à sa base, est une feuille d'axe secondaire avorté, né à l'aisselle d'une bractée qui n'est autre chose qu'une feuille étiolée.

Chez les *Thuya*, *Juniperus*, *Cupressus*, ces mêmes feuilles carpellaires semblent insérées directement sur l'axe, sans feuille ou bractée axillante. Il faut donc admettre que ces feuilles carpellaires représentent de simples feuilles modifiées. On pourrait cependant les considérer comme appartenant à des axes secondaires nés à l'aisselle de bractées qui auraient fait corps avec elles en se développant : Don (3) suppose une coalescence analogue entre l'écaille séminifère et une bractée sous-jacente chez les *Athrotaxis*. Mohl se déclare cependant contre cette interprétation, en invoquant l'exemple des Cycadées où la feuille carpellaire s'insère directement sur l'axe. D'ailleurs, chez les Pins, où le phénomène de superposition est bien net, il n'y a jamais trace de soudure des bractées aux carpelles (4).

Il faut donc voir, chez les Cupressinées, dans la transformation directe des feuilles en carpelles, non pas un avortement de la feuille de premier degré qui serait le terme ultime de l'étiollement, déjà manifeste pour cet

1. Dict. univ. hist. nat. d'Orbigny, t. III, p. 178.

2. *Dissertation ueber die männlichen Blüthen der Coniferen auch die weibliche Blüthe derselben*, 1837.

3. *Loc. cit.*, 1838.

4. Dickson émettra plus tard (1861) une assertion tout opposée.

organe chez les Pins, mais bien une réduction organique déterminée et stable, qui transforme directement en carpelle cette feuille de premier degré. L'*amentum* femelle n'est digne de ce nom que chez les Pinées; c'est une simple fleur chez les Cupressinées.

En 1845, **Heinzel** (1), étudiant le *Macrozamia Preissii*, compare au cône femelle de cette Cycadée le cône femelle des Conifères. Chez le *Macrozamia*, c'est une inflorescence à rachis central dont les fleurs comprennent chacune un carpophore à deux fruits. Chacun de ces fruits comprend un épicarpe, un mésocarpe et un endocarpe, entourant une graine qui dérive d'un ovule très simple. Chez le *Pinus Pinea*, les fleurs sont, de même, groupées autour d'un rachis commun, chaque fleur comprenant un carpophore foliacé, placé à l'aisselle d'un périanthe monophylle (le périanthe fait défaut chez le *Macrozamia*). Enfin ce carpophore porte sur sa face supérieure deux fruits de même structure que ceux du *Macrozamia*.

En cette même année, **Gottsche** (2) discute la thèse de Heinzel et exprime, sur la structure de la fleur femelle, des idées qu'il emprunte à Schleiden pour les Abiétinées, à Brown et à Mohl pour les Cupressinées.

Chez ces dernières, l'écaille est un carpelle ouvert portant les ovules à son aisselle; chez les Abiétinées, une bractée externe représente ce carpelle ouvert, mais elle porte à son aisselle une formation axile spéciale (écaille interne) qui porte les ovules.

[On vient de voir que Heinzel regardait au contraire ces ovules comme des pistils, en se fondant sur la complexité de structure de leur paroi.]

En 1847, **Blume** (3) caractérise les Abiétinées et les Cupressinées comme il suit : « Carpelles étalés, squamiformes ou peltés, uni ou pluriovulés »; c'est tout à fait la théorie de Brown; mais il ajoute, pour les Taxinées et les Podocarpées : « Carpelles urcéolés ou cupuliformes, uniovulés, » attribution qui s'applique au sac que R. Brown considère comme un tégu-ment ovulaire. [Blume semble donc admettre que chez les Conifères, il y a des ovules téguementés et des ovules nus, réduits au nucelle.]

En 1859, **Hofmeister** qui, dès 1851 (4), s'était occupé des Conifères

1. *De Macrozamia Preissii*. Nov. act. Ac. L., car. XXI, 1845, p. 203.

2. *Bemerkungen zur Inaugural-Dissertation* « de *Macrozamia Preissii* », auctore Heinzel. Bot. Zeit., 1845, n. 22 et suiv.

3. *Rumphia*, III, p. 208, 1847.

4. *Vergl. Untersuch.*, p. 126-138.

dans ses travaux d'anatomie comparée, et avait déjà montré l'homologie qui existe entre le sac embryonnaire primaire de ces plantes et celui des Phanérogames supérieures, repousse l'idée de Schleiden qui rangeait dans ce groupe les Loranthacées (1).

Hofmeister montre que l'enveloppe de l'ovule chez ces plantes, comme aussi chez les Balanophorées, offre le même mode de développement que l'ovaire des Angiospermes. Ce n'est donc pas un tégument ovulaire. L'auteur adopte d'ailleurs la théorie de R. Brown en ce qui concerne l'ovule des Conifères.

Dans sa *Théorie du système des Plantes*, Agard exprime l'opinion que l'ouverture du sac qui reçoit le pollen présente plutôt les caractères d'un orifice d'ovaire que d'un micropyle ovulaire. Ainsi chez le *Larix*, cette ouverture se tapisse d'un duvet stigmatique; chez les *Abies*, elle s'ouvre en deux lèvres divergentes. Ce sac serait donc plutôt un ovaire ressemblant à celui des Amentacées. Quant au nucelle qu'il renferme, c'est un ovule nu sur un placenta axile. Les Loranthacées et les Santalacées offrent une semblable disposition.

Les Conifères ressemblent donc aux autres plantes Phanérogames, quant à la constitution de la fleur. Elles en diffèrent par la pluralité de leurs sacs embryonnaires, encore cette différence est elle faible.

[Cette dernière observation d'Agard est inexacte, car en 1851, Hofmeister avait démontré l'homologie qui existe entre le sac embryonnaire primaire des Conifères et celui des Phanérogames supérieures; ce sont les corpuscules qui sont considérés par Agard comme des sacs embryonnaires.]

Dans son *Traité de botanique* qui date de 1859, Schacht écrit que les ovules des Gymnospermes peuvent être portés, tantôt sur des organes de nature caulinaires et tantôt sur des organes foliaires. D'après cette opinion, Schacht dit : « Chez le *Taxus*, l'ovule est un bourgeon terminal d'un petit rameau latéral; chez les *Podocarpus*, c'est un bourgeon axillaire. » Les Abiétinées ont leurs ovules placés sur une écaille située à l'aisselle d'une feuille; cette écaille est donc un organe caulinaire (idée de Schleiden). Le support des ovules est également axile chez les Cupressinées, puisque ces ovules sont placés à l'aisselle d'une feuille sous-jacente, seulement ce support ne se développe pas comme chez les Abiétinées. Quant à l'écaille ovu-

1. *Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen*. Abhandl. d. Königl. Sachs. Gesellsch. der Wiss. Bd VI. — Math. phys. classe, Bd IV, 1859.

lifère des *Araucaria*, Schacht pense qu'on peut la regarder aussi bien comme un organe caulinaire que comme un organe foliaire. L'auteur pencherait plutôt pour la seconde hypothèse.

Chez les *Cycas*, le support ovulaire est une véritable feuille.

Avec **Alex. Braun** intervient une nouvelle méthode de recherches pour l'interprétation de la fleur femelle des Conifères. Dès 1853 (1), il observe des développements anormaux du cône chez le Mélèze et en déduit que les écailles placées à l'aisselle des bractées, sous l'apparence de bourgeons monophylles, sont en réalité formées par la soudure de deux feuilles.

Plus tard, dans son travail sur la Polyembryonie, le même auteur (2) discutant la question de savoir si l'appareil reproducteur des Cryptogames est une fleur ou non, émet quelques considérations du même ordre sur les Gymnospermes (3).

Ces plantes ont des fleurs, comme les autres Phanérogames, mais des fleurs incomplètes, si on les compare à la structure florale de ce dernier groupe de plantes.

Chez les Gymnospermes, les carpelles ne sont caractérisés comme tels que par la présence de l'ovule : le style et le stigmate font défaut.

Les carpelles eux-mêmes disparaissent chez le *Taxus* et le *Ginkgo*. Ils sont au contraire bien développés chez le *Pin* où on les rencontre au nombre de deux et concrescents ; ils sont distincts de la bractée sous-jacente. Les *Taxodium*, *Cryptomeria*, et peut-être aussi toutes les Cupressinées ont plusieurs feuilles carpellaires soudées entre elles et avec la bractée sous-jacente. Les *Araucaria* n'en possèdent qu'une seule, de même soudée avec la bractée.

[Les idées de Braun sont très intéressantes ; on les retrouvera plus tard chez d'autres auteurs avec des observations supplémentaires à l'appui.]

En 1860, paraît un premier mémoire de **Baillon** (4), sur la fleur femelle des Conifères. La méthode organogénique, brillamment soutenue par Payer, est appliquée par Baillon à l'étude du développement de l'enveloppe que les uns, avec R. Brown, considéraient comme un tégument ovulaire et les autres comme un ovaire.

1. *Das Individuum der Pflanze*, p. 65.

2. *Ueber Polyembryonie und Keimung von Coelebogyne*. Abhandl. der Kön. Ac. d. w. z. Berlin, 1859.

3. *Loc. cit.*, p. 242.

4. *Recherches organogéniques sur la fleur femelle des Conifères*. Adansonia I, p. 1, 1860.

L'auteur étudie le *Taxus baccata*, le *Phyllocladus rhomboidalis*, le *Torreya nucifera*, les *Thuya*, les *Cupressus* et le *Pinus resinosa*.

De l'étude de toutes ces espèces, le botaniste français conclut que la fleur femelle est toujours, comme le veut Schleiden, portée par un axe et non par une bractée; seulement, la forme de cet axe est très variable, ce qui est le propre des axes réceptaculaires. Cette fleur n'est pas gymnosperme, mais elle possède un ovaire *dicarpellé*, sans enveloppes florales, contenant un ovule nu, orthotrope et dressé sur un placenta basilaire. La cupule, de consistance et de taille variable, qui entoure cet ovaire dans plusieurs genres, est une production tardive, quoique antérieure à la fécondation, comme c'est le fait des organes floraux résultant d'une expansion axile consécutive et que l'on appelle *disques*.

Baillon rejette donc complètement la théorie ovulaire de Brown qui conduit à la Gymnospermie et adopte l'idée de Mirbel et Spach (1) en précisant l'origine de l'enveloppe ovarienne qui serait formée de deux feuilles carpellaires soudées.

Ce mémoire présenté à l'Académie des Sciences par **Payer** (2) fut appuyé par ce dernier qui avait fait lui-même sur le *Pinus resinosa* des observations organogéniques le conduisant aux mêmes conclusions que Baillon.

Ces deux auteurs, outre l'observation directe du développement des organes jeunes qui leur montre l'enveloppe ovulaire formée, au début, de deux bosses distinctes et diamétralement opposées, invoquent, en faveur de l'acceptation d'un ovule sans tégument, les exemples fournis par les *Loranthacées*, les *Santalacées*, les *Acanthacées*.

Quant au développement de l'enveloppe ovarienne des Conifères, il est celui qu'on observe pour l'ovaire des *Polygonées*, *Chénopodées*, *Amaranthacées*, etc.

Baillon rencontra, dès l'année suivante, un contradicteur. **Caspary** (3), étudiant un cône monstrueux de *Larix*, arrive à la conclusion qu'avait exprimée Braun en 1853. Il voit en effet l'écaille fructifère se diviser en deux feuilles et un bourgeon surgir entre elles et l'axe du cône.

Il en conclut que ces écailles sont formées de deux feuilles soudées par

1. *Loc. cit.*, 1543.

2. *Rapport fait à l'Académie des sciences sur un mémoire de M. Baillon intitulé : « Recherches organogéniques sur la fleur femelle des Conifères. »* 9 juillet 1860. *Adansonia* I, p. 17.

3. *De Abietinearum floris feminei structura morphologica*, avril 1861. In *Ann. Sc. nat. Bot.* 4^e S., t. XIV, p. 200.

leurs bords externes et que, par suite, les corps reproducteurs qu'elles portent sont des ovules et non des fleurs. Caspary étend même ses conclusions à toutes les Conifères dont les ovules prendraient de même naissance sur des feuilles.

Enfin, l'auteur conteste les observations mêmes de Baillon et prétend que chez le *Thuya orientalis* L., le *Cupressus sempervirens*, le *Callitris montana*, les *Juniperus communis* L., *sphaerica* Lindl., *Sabina* L., *virginiana* L., le *Pinus Larix* L., l'ovaire ne naît pas de deux bosses distinctes, comme le veut le botaniste français, mais d'un bourrelet annulaire uniforme.

D'ailleurs, pour Caspary, il y a des téguments bilabiés (*Polygala comosa*, etc.), et l'on trouve même des organes simples à deux sommets tels que la stipule du *Victoria regia*, de l'*Euryale ferox*, la glumelle supérieure des Graminées. Enfin on rencontre même des téguments qui débutent par deux excroissances opposées.

A ces objections, **Baillon** (1) répondit en 1864 par un nouveau mémoire sur le même sujet. Chez le Mélèze, que Caspary avait choisi comme sujet d'étude et où cet auteur voyait l'origine première de l'enveloppe ovulaire comme un bourrelet annulaire uniforme, Baillon affirme que cette enveloppe apparaît au contraire sous la forme de deux croissants qui se regardent par leur concavité. Ils sont d'abord distincts, puis se soudent. Le développement des deux saillies, que Baillon considère comme des styles, est d'ailleurs inégal et, à l'époque du développement parfait, l'une de ces branches stylaires, plus développée que l'autre, coiffe le sommet de la fleur à la façon d'un cimier de casque.

Dans les *Juniperus*, où Caspary prétend que le sac ovulaire n'est pas bilobé, on rencontre non seulement deux lèvres distinctes, mais une inégalité de ces deux lèvres au profit de la postérieure. Chez le *Cupressus Goveniana*, dès les premiers stades du développement, on remarque deux saillies latérales de l'enveloppe ovulaire; l'orifice devient régulier chez l'organe semi-développé pour prendre définitivement ensuite une lèvre postérieure plus haute.

Baillon explique ce cas particulier d'une lèvre impaire intermédiaire aux deux saillies primitives en disant que des déformations consécutives au développement ne sauraient expliquer l'état primitif des organes. Les modifications « qui surviennent dans la forme d'un organe à une certaine époque de son évolution ne peuvent rien prouver relativement à sa valeur

1. *Nouvelles recherches organogéniques sur la fleur femelle des Conifères*, Adansonia, V, p. 1.

morphologique ». Selon Baillon, il faut s'en rapporter aux phénomènes de première apparition.

[Il faut convenir que les figures données par l'auteur ne semblent pas donner raison à cette manière de voir. Car si l'on s'en rapporte à l'examen de la fig. 17, pl. I (*Larix*), la première apparition de l'enveloppe ovulaire se manifeste sous la forme d'un bourrelet circulaire continu. Ce n'est qu'au stade suivant, fig. 18, que l'inégalité est figurée en deux bosses proéminentes. Il eût donc été au moins nécessaire de préciser ce qu'on doit entendre par la première apparition d'un organe.

On peut encore remarquer que les corps reproducteurs en question, naissant entre l'axe du cône et l'écaille ou bractée, doivent obéir à une action physique de compression qui peut avoir un retentissement dans la forme extérieure des organes jeunes en voie de développement.]

Baillon conteste vivement les arguments tirés par Caspary de l'ovule des *Polygala*, etc., dont le tégument ovulaire aurait deux lèvres distinctes. Cette remarque ne peut s'appliquer qu'à un état âgé des organes, mais au début le tégument est régulièrement circulaire. Caspary ferait la même erreur en ce qui concerne la feuille carpellaire des Graminées, dont le sommet organique ne se bifurque que postérieurement à son apparition.

D'ailleurs, quand bien même l'enveloppe du corps central des Conifères naîtrait comme un anneau continu, cela prouverait « qu'une paroi ovarienne et une enveloppe ovulaire peuvent naître de la même façon ». Il faut ajouter à la méthode organogénique les autres moyens d'investigation que l'on connaît ou que l'on pourra connaître.

[Ici l'auteur nous semble être en désaccord avec lui-même, car les conclusions qu'il tire pour affirmer que l'enveloppe du nucelle est de nature carpellaire, reposent seulement sur l'observation des deux bosses opposées qui marqueraient, selon lui, les premiers stades du développement de cette enveloppe. Quant aux moyens supplémentaires qu'il préconise, pour fixer les idées dans les cas douteux, il ne semble pas en avoir fait usage pour appuyer son opinion sur la fleur des Conifères.]

Baillon regarde comme étant de nature caulinale l'organe qui porte les fleurs (ovules de Caspary). Il reproche à Caspary et à Brown de tomber dans des hypothèses complexes pour expliquer, dans tous les cas, la nature appendiculaire du support ovulaire : ainsi, pour ces auteurs, une écaille ovulifère serait un rameau, plus des feuilles latérales portées sur ce rameau, plus encore des ovules insérés sur ces feuilles. Pour Baillon, l'écaille est un « rameau dont la forme varie dans les différents genres : court, épais, trapu dans les *Thuja*, les Cyprès; cylindrique dans les

Ginkgo; aplati dans les Abiétinées... ». Plus loin il ajoute, que, chez les Cyprès et les *Thuya*, les fleurs femelles s'insèrent sur « un empâtement axillaire qui répond à la somme des axes contractés d'un glomérule de Labiée. »

[L'auteur tombe ici dans l'exagération hypothétique qu'il reproche plus haut à Braun et à Caspary. Il n'apporte aucune preuve directe à l'appui de cette prétendue ramification complexe et conrescente.]

Enfin Baillon conteste la légitimité des conclusions que Braun et Caspary tirent de leurs observations tératologiques. « Avec des monstruosité, dit-il, on prouve à peu près tout ce qu'on veut, ou plutôt on ne prouve presque rien. »

En somme la Gymnospermie ne peut être admise parce qu'elle constituerait une loi d'exception en contradiction avec l'unité de plan que nous présente partout la nature des êtres organisés.

Pendant le temps qui s'est écoulé entre les mémoires de Baillon, d'autres travaux furent publiés sur la fleur femelle des Conifères.

Dès 1860, **Parlatore** donne une *Note sur la composition du cône des Conifères* (1), où il est traité de la nature des écailles. Chez les Abiétinées et les Cupressinées, les cônes comprennent toujours des bractées libres ou soudées avec un organe axillaire écailleux.

L'écaille est constituée, soit par cet organe seul, soit par ce même organe soudé à la bractée : les différents degrés de soudure produisent les différentes formes de cônes observées.

Le 22 juillet 1861, Parlatore (2) publie une seconde note où il est traité de la nature de l'organe axillaire de la bractée.

Partisan des idées de Baillon, en ce qui concerne la nature morphologique du corps reproducteur, Parlatore émet l'opinion que le cône des Conifères comprend « une branche dont les feuilles sont réduites à l'état de bractées, les rameaux florifères » (organes axillaires des bractées, libres ou soudés avec elles) « souvent raccourcis, avec des bractéoles plus ou moins écailleuses et plus ou moins soudées, et des fleurs femelles, réduites à un pistil formé par un ovaire avec un seul ovule, un style souvent court et deux stigmates plus ou moins courts. »

L'année suivante, le même auteur (3) observe une monstruosité dans un cône d'*Abies Brunoniana* Wallich, et regarde le développement des

1. Comptes rendus LII, p. 312-316.

2. Comptes rendus LIII, p. 164.

3. Comptes rendus LIV, p. 977, et Ann. Sc. nat. XVI, 1862, p. 215, 217, avec dessins.

écailles en rameaux feuillés comme une confirmation de ses assertions antérieures sur la nature de ces organes. Il termine en comparant les rameaux avortés qui donnent les écailles fructifères normales, aux rameaux courts des Pins qui ont des feuilles fasciculées par 2-3-5 et qui naissent à l'aisselle de bractées. Le sommet d'une branche de Pin avant le développement des feuilles vertes est tout à fait semblable à un cône femelle.

[Nous verrons cette comparaison reprise plus tard (1871) par Mohl qui l'appuiera de preuves anatomiques.]

On retrouve les données qui précèdent dans le travail d'ensemble que publie Parlatore en 1864 (1). Il distingue dans le cône : la bractée, l'écaille à fruit et l'organe femelle proprement dit. La bractée et l'écaille sont séparées ou soudées. La séparation est complète chez les *Abies*, *Larix*, *Cedrus*, *Pinus* et *Pseudo Larix* pour les Abiétinées, chez les *Actinostrobus* pour les Cupressinées. La soudure est complète ou presque complète pour les autres Abiétinées et Cupressinées.

Pour la nature morphologique de l'écaille, Parlatore considère cet organe comme un bourgeon floral axillaire muni de feuilles élargies et coriaces (bractéoles), soudé ou non avec la bractée et avec la fleur femelle.

Chez les Taxinées, les Dacrydiées, les Podocarpées, l'écaille est cupuliforme. Tantôt membraneuse et tantôt charnue, elle est formée de bractéoles soudées entre elles. C'est une semblable cupule qui, chez les *Cephalotaxus* et le *Ginkgo*, forme l'enveloppe extérieure de la fleur.

Quant à la fleur elle-même, c'est un ovaire à deux stigmates contenant un ovule nu.

L'auteur voit une certaine parenté entre les Conifères, les Gnétacées, les Bétulinées et les Casuarinées.

[En résumé, Parlatore adopte les idées de Mirbel-Spach et Baillon, en ce qui concerne la partie essentielle de l'organe femelle. Il admet au contraire les idées de Braun et de Caspary quand il regarde l'écaille comme un bourgeon feuillé.]

C'est aussi vers cette époque que **Eichler** (2) publie un long travail sur la fleur des Gymnospermes. Il applique ses principes à la classification.

Eichler se range parmi les partisans des idées de R. Brown en considérant le corps reproducteur et son enveloppe comme un ovule tégmenté.

1. *Studi organografici sui fiori e sui frutti delle Conifere*. Firenze, 1864.

2. Flora, 1863. *Excursus morphologicus de formatione florum Gymnospermarum*, p. 435.

Le tégument est simple chez la majorité des Conifères; on en trouve deux chez les *Podocarpus* et le *Ginkgo*. Le tégument externe ne peut d'ailleurs être considéré comme un ovaire car il est soudé au tégument interne : c'est une coalescence qu'on n'observe pas entre un ovaire et l'ovule.

Dans toutes les Conifères, l'ovule est de nature axile : il représente donc à lui seul la fleur tout entière. [Eichler admet ainsi que la fleur femelle des Conifères est une fleur réduite à l'ovule tégumenté : toutes les enveloppes florales accessoires qu'on trouve, plus ou moins développées, chez les autres Phanérogames, carpelles, périanthe, etc., font ici absolument défaut.]

Cet ovule-fleur est situé au sommet d'un rameau feuillé (*Taxus*, *Torreya*) ou nu (*Salisburya*). Ce dernier cas se retrouve chez toutes les Conifères, avec cette différence que le pédoncule, très long chez le *Salisburya*, devient de plus en plus court : l'ovule-fleur paraît sessile à l'aisselle de sa bractée mère. Il en résulte que l'organe foliacé qui porte l'ovule-fleur ou les ovules-fleurs représente des bractées florales et non des feuilles carpelaires.

L'ovule est anatrophe chez les *Podocarpacees*. Il est orthotrophe partout ailleurs, mais il est dressé ou retourné, suivant que le pédoncule qui le porte est libre (*Taxus*, *Torreya*, *Salisburya*) ou soudé avec sa bractée florale. Dans ce dernier cas, la longueur du pédoncule est le résultat de son entraînement par la croissance intercalaire de la bractée. Cet accroissement produit en outre le renversement de l'ovule. Les Phanérogames nous offrent des exemples analogues de soudure partielle et d'entraînement du pédoncule floral par la bractée mère à l'aisselle de laquelle il est né (*Tilia* etc.) (1).

Enfin, les bractées florales elles-mêmes peuvent appartenir à l'axe primaire d'inflorescence ou à des axes secondaires nés, sur le premier, à l'aisselle d'autres feuilles mères moins élevées d'un degré. Ce dernier cas est celui des Abiétinées, Cunninghamiées, Taxodiées.

Eichler met en pratique cette conception de la fleur femelle des Conifères dans la classification suivante :

I. Ovules situés à l'aisselle de feuilles vertes ordinaires.

A. Ovules entourés de bractéoles *Taxus*.
Torreya.

B. Ovules nus et pédonculés. *Salisburya*.

1. Une comparaison analogue avait déjà été faite par Dickson en 1861. (Soc. bot. Edinb. 10 janvier 1861).

II. Ovules situés à l'aisselle de bractées (feuilles modifiées), toujours nus et sessiles ou subsessiles.

A. Les bractées (parfois presque solitaires) sont disposées en un épi simple. (TAXACÉES, sauf les trois genres précédents, CUPRESSACÉES, ARAUCARIÉES.)

1. — Ovules anatropes PODOCARPÉES.

2. — Ovules anatropes (DACRYDIÉES, *Phyllocladus*, *Cephalotaxus*, CUPRESSACÉES, ARAUCARIÉES.)

α. — Ovules situés assez haut sur l'écaille et, par suite, renversés DACRYDIÉES (sauf *Pherosphaera* et quelques *Dacrydium*).

ARAUCARIÉES.

β. — Ovules situés à la base ou non loin de la base de l'écaille et, par suite, dressés *Pherosphaera* et quelques *Dacrydium*, *Cephalotaxus*, *Phyllocladus*.

CUPRESSACÉES.

B. Les bractées appartiennent à des épis secondaires squamiformes (les bractées étant soudées entre elles et avec leur axe secondaire en une écaille interne). Ces épis secondaires écailleux sont placés sur un axe primaire, à l'aisselle de bractées de premier ordre, et l'ensemble forme un épi composé qui est le cône.

(TAXODIÉES, CUNNINGHAMIÉES, ABIÉTINÉES.)

α. — Ovules situés assez haut sur l'écaille et, par suite, renversés CUNNINGHAMIÉES.

ABIÉTINÉES.

β. — Ovules situés à la base de l'écaille et, par suite, dressés TAXODIÉES.

Comme on le voit, la conception d'Eichler sur la fleur des Conifères est fort complexe et, dans la même année, **Wigand** (1) la critique en lui donnant une valeur purement hypothétique.

En 1864, **Oersted** (2), à l'exemple de Caspary et de Braun, étudie de nouveaux cas tératologiques sur le *Picea* et le *Larix*. Il conclut que l'écaille interne, dont le sommet est d'ailleurs double, représente un ovaire à deux feuilles carpellaires provenant d'un bourgeon axillaire. Toutefois, Oersted

1. Flora, 1863, p. 529.

2. *Bidrag til Naaletræernes Morphologi*. Meddelelser fra den naturhistoriske Forening i Kjobenhaven, 1-2, 1864.

observe que, dans le cas où le sommet de ce bourgeon se montre, il apparaît entre l'écaille et la bractée mère et non entre l'écaille et l'axe, comme le décrit Caspary. Chez les Cupressinées, les feuilles carpellaires feraient défaut, les ovules naissant sessiles à l'aisselle des bractées mères qui se développent en écailles. Chez le *Taxus*, l'ovule est terminal.

L'année suivante, **Caruel** (1) s'élève énergiquement contre toutes les théories qui supposent une fusion d'organes chez les Conifères.

Dickson, à partir de 1860, fait plusieurs communications sur les Conifères. Il partage les idées de Mirbel et de Baillon sur la constitution des parties intimes de la fleur femelle.

L'étude d'un cône bisexué d'*Abies excelsa* (2) autorise Dickson à regarder les étamines du chaton mâle comme les homologues des bractées du cône femelle : il a en effet observé que, dans ce cône, les étamines de la portion inférieure continuent, par d'insensibles transitions, la série des bractées de la portion terminale.

Quant aux écailles fructifères des Abiétinées, il incline à les considérer comme de simples rameaux épaissis (3). Dickson ne se prononce pas pour les Cupressinées.

En 1861, dans une nouvelle note, lue le 10 juillet devant la Société botanique d'Édimbourg, le même auteur se déclare partisan des opinions de Baillon sur la nature morphologique de la fleur femelle et de ses annexes chez les Conifères. Il présente en même temps le résultat de ses observations sur les cônes des *Cunninghamia*, *Dammara*, *Araucaria*. Dans tous ces cônes, contrairement à l'opinion généralement admise jusqu'alors, les bractées sont bien développées, tandis que les véritables écailles florifères sont plus ou moins réduites dans leurs dimensions ou incorporées aux bractées.

Dès lors, par leur nature double, ces écailles sont susceptibles d'être comparées à celles de l'*Abies pectinata*.

Dans cette espèce, en effet, il existe un onglet commun à la bractée et à l'écaille, de sorte que ces organes sont unis jusqu'à une certaine distance

1. *Observations sur les gemmules des Anémones*. Bull. Soc. bot. Fr. XII. Session extr. à Nice, mai 1865.

2. Société bot. d'Édimbourg, 12 juillet 1860, et *Adansonia* II, p. 65.

3. [Il n'est pas inutile de remarquer que la méthode tératologique conduit Dickson à des conclusions tout à fait opposées à celles de Braun et de Caspary sur la nature morphologique de l'écaille des Abiétinées.]

de leur base ; il semble d'ailleurs en être ainsi chez les Sapins, les Pins et les genres voisins (1).

Dans les *Araucaria*, c'est le petit corps squamiforme interne, voisin du sommet de l'organe, qui est le représentant de l'écaille des cônes des Sapins. Dans le *Cunninghamia*, l'écaille interne est fort distincte, comme l'a fait voir Richard (2).

On sait que Endlicher (3) considérait comme un réceptacle (*torus*) cette écaille interne des *Cunninghamia* et *Athrotaxis*.

Enfin, dans les *Dammara*, on doit de même, bien qu'elle n'apparaisse pas extérieurement, croire à l'existence d'une écaille interne, car ce genre est, d'autre part, trop voisin des *Araucaria* pour présenter une exception aussi importante, et d'ailleurs, dans ce dernier genre, on rencontre des espèces (*A. brasiliensis*) où l'écaille interne n'est pas visible. Enfin, Dickson ajoute que, si l'on coupe longitudinalement une écaille de *Dammara*, on voit que la fleur femelle est pourvue d'un faisceau vasculaire qui part de la base de l'organe et se montre entièrement distinct du faisceau vasculaire de ce qu'on appelle ordinairement l'écaille. Le pistil ne naît donc pas de l'écaille, mais il est seulement conné avec le pied de cet organe.

Dickson pose ensuite, sans la résoudre définitivement, la question de savoir si, chez les Araucariées, les pistils (ovules) solitaires terminent des axes tertiaires, comme chez les Sapins, ou bien sont développés sur le sommet des axes secondaires (écailles). Dans ce dernier cas, le *Cunninghamia* offrirait un point de passage entre les deux groupes, car, outre les deux fleurs latérales qui représentent celles des *Abies*, ce genre offre une fleur terminale développée au sommet de l'axe de l'écaille. Dans les *Araucaria*, etc., les deux fleurs latérales manquent et il ne reste que la fleur terminale. Malgré ces dernières hypothèses, Dickson pencherait plutôt pour l'opinion que les fleurs impaires terminent, comme chez les Sapins, des axes tertiaires.

[Cette dernière manière de voir concorderait d'ailleurs mieux avec sa conception de l'écaille interne des *Araucaria*, etc...]

Le 11 juillet de la même année, Dickson lit une nouvelle note concernant le développement des fleurs femelles du *Dammara australis*. Il a vu la fleur unique naître, comme un mamelon, sur une excroissance basilaire de l'écaille qui représente une bractée mère. De très bonne heure, le mamelon

1. [Des recherches anatomiques sur le cône des Abiétinées nous ont permis de constater que cette coalescence basilaire de l'écaille et de la bractée est constante pour tout ce groupe.]

2. Mémoires, p. 81.

3. *Synopsis Coniferarum*, p. 192.

est renversé et dirige son sommet vers l'axe du cône. Plus tard naît l'ovaire en deux saillies latérales, d'abord distinctes, puis connées. L'aile unilatérale du fruit se développe dans le sens où marche la spire génératrice du cône.

[Les observations personnelles de Dickson sur les fleurs femelles des *Araucaria*, *Dammara* et *Cunninghamia* conduisent cet auteur à l'affirmation précise de la dualité de l'organe écailleux qui supporte les corps reproducteurs. Une semblable opinion avait déjà été émise par Don (1) en 1838 et par Braun en 1859, mais sous la forme d'une simple hypothèse que ne justifiait aucune observation directe.]

Dans un discours, prononcé en 1865 devant la Société botanique d'Edimbourg, Dickson critique les opinions de Hooker sur la fleur des Gymnospermes. Ce dernier, à la suite de son étude de la fleur de *Welwitschia* (2), s'exprimait ainsi : « L'enveloppe de l'ovule, chez les Gymnospermes, ne peut être une formation carpellaire, car il faudrait reconnaître qu'alors elle ne possède ni l'aspect, ni la structure, ni les fonctions d'un carpelle d'Angiosperme; de plus, il faudrait admettre que cette feuille carpellaire, de structure si variable chez les Angiospermes, reste, chez les Gymnospermes, un organe extraordinairement stable. » Dickson objecte à ces conclusions qu'on trouve, chez les Angiospermes, des feuilles carpellaires sans faisceaux (Balanophorées), et des ovules, sans tégument, placés au fond de l'ovaire (Loranthacées); que si les stigmates ne se rencontrent pas tels qu'on les trouve chez les Angiospermes, ils ont une tendance à se former (appendices marginaux des Abiétinées; élargissement stigmatique chez le *Welwitschia*). Cette absence de stigmate doit d'ailleurs correspondre à une propriété particulière du pollen des Gymnospermes. Quant à l'uniformité de l'enveloppe du nucelle chez les Conifères, Dickson la conteste et cite les *Abies* et le *Dammara* comme exemples de diversités de formes dans cet organe. On doit donc considérer cette enveloppe comme une formation carpellaire.

C'est à des conclusions opposées que s'arrête Favre (3) pour la fleur femelle du *Podocarpus sinensis*. Cet auteur déduit, de ses préparations histologiques, qu'il s'agit d'un ovule anatrope dressé; cet ovule est parcouru par un raphé se terminant par une expansion chalazienne très déve-

1. *Loc. cit.*

2. *On Welwitschia, a new genus of Gnetaceæ*. Trans. Linn. Soc. XXIV, pars I, p. 1 à 48, pl. 1 à 14, 1863.

3. *Recherches sur la fleur femelle du Podocarpus sinensis*. Ann. Sc. nat. bot., 5^e S., III, 1865, p. 379.

loppée (que l'auteur compare à celle du Ricin). Il comprend un nucelle semi adhérent, entouré par une *primine* et une *secondine* soudées dans presque toute leur étendue. [Favre invoque ses préparations histologiques pour soutenir son opinion; il décrit les faisceaux vasculaires qui forment ce qu'il nomme raphé : on peut s'étonner que les dites préparations n'aient pas permis à leur auteur de signaler l'orientation inverse de ces faisceaux.]

Dans son Traité de Botanique de 1868, **Sachs** accepte la théorie de Brown quant à la morphologie de l'ovule et des feuilles carpellaires. Le *Taxus*, comme les Gnétacées, offre un ovule terminal. Les ovules sont axillaires d'une feuille chez les Cupressinées; ils sont portés sur une écaille axillaire chez les Abiétinées; l'écaille ovulifère n'est pas axillaire chez les Araucariées.

Sachs admet que, dans tous les cas, l'ovule est porté par une feuille carpellaire : c'est la bractée la plus proche de l'ovule qui joue ce rôle chez le *Taxus* et les *Podocarpus*. Les écailles des Cupressinées et des Araucariées sont également des feuilles carpellaires. Quant à l'écaille interne des Abiétinées, elle n'est axillaire qu'en apparence : au début, chez l'*Abies pectinata* par exemple, elle représente une protubérance basilaire de la feuille terminale dont elle serait un dédoublement.

[Cette dernière idée avait déjà été émise par Brongniart en 1844 (1).]

Oersted publia, en 1869, de nouveaux articles sur la fleur des Conifères (2). Pour cet auteur, les divergences d'opinion sur ce sujet litigieux sont dues à ce que les botanistes n'ont pas remarqué que la marche du développement de la fleur des Gymnospermes est régressive, alors qu'elle est progressive chez les plantes supérieures.

C'est ainsi que, chez les Cyprès, une feuille se différencie d'abord; l'écaille ovulifère ne se forme qu'ensuite aux dépens de cette feuille. La formation florale est moins élevée encore chez les Cycadées qui n'offrent qu'une simple feuille pour porter les organes reproducteurs : dans ce cas, il n'y a même plus de fleur à proprement parler. La différenciation se montre encore moindre chez les Fougères où les sporanges se montrent à la fois ovule et anthère, de sorte que les Gymnospermes représentent un état intermédiaire entre les plantes à fleurs et les plantes à spores.

1. *Loc. cit.*, p. 178.

2. *Den tilbageskridende Metamorfose*, etc. Kopenhagener Videnskabelige Selk. Meddelelser (Comptes rendus Soc. scient. de Copenhague), 1869, p. 83.

Oersted cherche ensuite à déterminer le caractère morphologique des bractées mères. Il les considère comme des formations végétatives, analogues aux feuilles ordinaires ou aux sépales. Elles se distinguent seulement par leur forme, et les différences qu'on observe dans les relations qu'elles ont avec l'appareil reproducteur, représentent des passages graduels des bourgeons végétatifs aux fleurs.

[Les idées d'Oersted sont originales et larges. Toutefois l'idée de métamorphose régressive qu'il met en jeu pour expliquer la simplicité florale des Gymnospermes prête beaucoup à la critique. Elle suppose implicitement chez ces plantes une dégradation que tend à démentir l'histoire de leur développement dans le temps. Une pareille considération est légitime lorsqu'il s'agit de plantes dégradées par le parasitisme par exemple : on peut expliquer ainsi la simplicité de structure florale des Loranthacées, Santalacées, etc. Mais pour les Gymnospermes, qui ont formé à une certaine époque une très grande partie du monde végétal, on ne saurait admettre qu'elles représentent, au point de vue floral, l'organisation dégradée de plantes supérieures qui n'ont offert leur maximum de développement que longtemps après. On sait d'ailleurs que la structure florale des Gymnospermes actuelles est au moins aussi parfaite que celles des représentants de ce groupe aujourd'hui disparus. A ce point de vue même, et d'après l'examen des restes fossiles, cette structure actuelle représenterait plutôt un perfectionnement, si nous entendons ce mot, comme pour les Angiospermes, dans le sens de la spécialisation des appareils.]

De Candolle (1) adopte la théorie de la gymnospermie en se fondant sur les arguments suivants :

1° Le développement des ovules des Gymnospermes est centrifuge comme dans les ovules des autres plantes; le développement d'un ovaire est au contraire centripète.

2° Certaines Conifères (*Podocarpus*) ont des ovules anatropes. Aucun ovaire ne présente une pareille disposition, car les ovaires gynobasiques de Labiées, etc., qu'on pourrait mettre en parallèle, sont en réalité des ovaires gibbeux dont le sommet stigmatique reste toujours fort distant de la base.

3° L'insertion qu'on observe est celle d'un ovule et non celle d'un ovaire ou d'une fleur : car ces organes naissent, chez les Conifères et certaines Cycadées, à la base ou près de la base d'une bractée de nature

1. Prodrome. Sect. 15, I, p. 353-354.

foliaire, chez les *Cycas* au bord même d'une feuille, comme c'est le cas général chez les Phanérogames supérieures.

Les proliférations gemmaires sur des feuilles donnent souvent des ovules (*Bryophyllum*) et non des ovaires; De Candolle déclare ne connaître d'inflorescences vraiment épiphyllées que chez les *Bégonia*, encore prennent-elles origine du sommet du pétiole et non des bords du limbe.

On rencontre une transition des Gymnospermes aux Angiospermes par les Gnétacées où l'enveloppe de l'ovule, de formation plus précoce que l'ovule lui-même, ressemble plus à un périgône qu'à un ovaire (1).

Au mois d'octobre 1869, **Braun** (2) observe au Jardin botanique de Berlin une difformité sur l'appareil végétatif d'un *Podocarpus*. Le coussinet de la feuille s'est renflé et a pris une teinte rougeâtre, à la manière d'un réceptacle floral de la même plante. Braun en conclut que ce réceptacle est le produit des renflements des coussinets foliaires.

Il émet ensuite quelques considérations sur la nature morphologique de l'organe femelle des Conifères. Sans contester les observations de Baillon sur la formation de l'enveloppe ovulaire, il n'accepte pas la conclusion que cette enveloppe soit nécessairement un pistil. Il serait aussi légitime, si l'on ne veut pas la considérer comme un tégument, de la regarder comme un périanthe.

Le mémoire de **Van Tieghem** (4) (1869) est le premier travail important qui s'appuie sur l'anatomie pour rechercher quelle interprétation morphologique il convient d'attribuer à la fleur femelle des Conifères. Cet auteur, posant en principe qu'on peut facilement distinguer un organe de nature caulinare d'un organe de nature foliaire par la seule orientation des faisceaux, applique d'abord cette notion à l'interprétation des pièces du pistil chez les Angiospermes (3).

Considérant de même qu'il y a lieu de rechercher si l'organe que porte les corps reproducteurs, chez les Gymnospermes, est une feuille ou un rameau, l'auteur applique plus tard à ce groupe (4) la méthode suivie pour les Angiospermes.

De l'orientation des faisceaux libéro-ligneux par rapport à un plan, il

1. Conf. ad Tulasne et Eichler, in *Flora bras.*, fasc. 34, et Hook. f., de *Welwitschia*.

2. Monast. d. k. ac. d. w. zu Berlin., oct. 1869, p. 738.

3. *Recherches sur la structure du pistil*. Ann. Sc. nat., 5^e S., IX, p. 127.

4. *Anatomie comparée de la fleur femelle et du fruit des Cycadées, des Conifères et des Gnétacées*. Ann. Sc. nat., 5^e S., X, p. 269, 1869.

conclut à la nature foliaire des pièces qui portent les organes reproducteurs [ovules de R. Brown, ovaires de Mirbel et Baillon]; l'auteur en déduit que ces organes reproducteurs sont des ovules auxquels il faut attribuer, dans tous les cas, la valeur morphologique de feuilles ou de lobes de feuilles.

Dans les Conifères, ce n'est jamais la bractée mère qui porte les ovules : ceux-ci reçoivent toujours leurs faisceaux d'une production née à l'aisselle de cette bractée mais sans liaison vasculaire avec elle. Tantôt cette production est de seconde génération par rapport à l'axe d'inflorescence, tantôt elle est d'un ou de plusieurs degrés plus élevée, le bourgeon femelle de second degré développant un système végétatif plus ou moins complexe avant de donner naissance à la production ovulifère elle-même.

Ce dernier organe n'est, d'ailleurs, autre chose que « la première et unique feuille d'un rameau axillaire qui s'éteint en la produisant; cette feuille constitue un carpelle ouvert et forme, à elle seule, la fleur femelle tout entière; elle est toujours inverse, c'est-à-dire diamétralement opposée à la feuille mère sur le rameau, de sorte que la bractée mère et la bractée ovulifère se regardent et sont en contact par leurs faces de même nom. » Cette feuille carpellaire porte les ovules sur sa face dorsale.

[Les recherches anatomiques de Van Tieghem ne nous renseignent pas sur la partie de la production axillaire qu'il convient d'attribuer au rameau et sur celle qui revient à la feuille qu'il produit. L'auteur admet cependant que c'est sur cette dernière que s'insère l'ovule. D'autre part, pour Van Tieghem, le seul rôle morphologique de support d'ovule suffit pour faire d'une feuille un carpelle.]

L'auteur explique la situation renversée de l'ovule par le développement de la feuille carpellaire au-dessus du point d'insertion. Ce renversement s'accompagne généralement d'une concrescence de l'ovule avec son support. La situation dressée se rencontre quand ce développement intercalaire fait défaut (Cupressinées) ou que l'ovule est inséré au sommet de la feuille (Ginkgo, etc.). Un seul fait exception, l'ovule du Podocarpus, qui est *anatrope* dressé.

Van Tieghem a résumé, dans le tableau synoptique suivant, les variations du type général dans tous les genres connus de Conifères. Ce tableau, d'après l'auteur, prévoit le développement possible d'autres formes qui ne paraissent pas représentées dans la nature actuelle. [Ces types problématiques sont, dans ce graphique, figurés par des zéros.]

CONIFÈRES

La fleur femelle est formée par une feuille carpellaire ouverte qui porte les ovules et qui est la première et unique feuille d'un rameau axillaire.

	A Ce rameau est de seconde génération. La feuille ovulifère est allongée :				B Ce rameau est de troisième génération. La feuille ovulifère est allongée :				C Ce rameau est de quatrième génération. La feuille ovulifère est allongée :			
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
	A la fois au-dessus et au-dessous des ovules.	Seulement au-dessus.	Seulement au-dessous.	Ni au-dessus. Ni au-dessous.	A la fois au-dessus et au-dessous des ovules.	Seulement au-dessus.	Seulement au-dessous.	Ni au-dessus. Ni au-dessous.	A la fois au-dessus et au-dessous des ovules.	Seulement au-dessus.	Seulement au-dessous.	Ni au-dessus. Ni au-dessous.
La feuille ovulifère est libre de toute adhérence avec la bractée mère. α	Pinus. Larix. Abies. Picea. Pseudolarix. Cedrus. Tsuga.	O	Ginkgo.	Phyllocladus. Podocarpus. Pherosphaera. Dacrydii spec.	O	O	O	Cephalotaxus Taxus.	O	O	O	Torreya.
La feuille ovulifère est réunie à la bractée mère dans une plus ou moins grande partie de son étendue β	Sequoia. Arthrotaxis. Sciadopitys. Cryptomeria. Glyptostrobus. Taxodium. Widdingtonia. Actinostrobus. Frenela. Callitris. Libocedrus. Thuja. Thujopsis. Biotia. Diselma. Fitzroya. Chamaecyparis. Cupressus. Juniperus.		Araucaria. Dammara. Cunninghamia	Dacrydii spec. Microcachrys. Lepidothamnus. Saxegothaea.	O	O	O	O	O	O	O	O

[En introduisant cette notion de générations différentes pour la production définitive du support ovulifère, l'auteur a négligé de définir l'homologie des organes qui servent de point de départ. Pour certains des exemples proposés, c'est à l'aisselle d'une feuille verte ordinaire que se place le bourgeon femelle qui donne la production ovulifère (*Ginkgo*); pour d'autres, rangés cependant dans le même groupe, c'est à l'aisselle de bractées modifiées qu'apparaît ce bourgeon (*Abiétinées*, *Podocarpus*, etc...)

Ces distinctions ne sauraient donc avoir l'importance que semble leur attribuer Van Tieghem qui en fait la base d'une division dont les lacunes pourraient être comblées par la découverte de types « non représentés dans la nature actuelle ».

D'ailleurs, l'auteur n'applique pas lui-même sa méthode avec rigueur, car le *Taxus* devrait alors être rangé parmi les types floraux de quatrième génération et les *Torreya* constitueraient un type de cinquième génération.

Si l'on met de côté les interprétations plus ou moins légitimes que l'auteur a entendu tirer de ses recherches, nous pouvons considérer comme établies quelques particularités anatomiques intéressantes, notamment l'orientation inverse des faisceaux de l'écaille séminifère. C'est aussi cet auteur qui, le premier, a montré que la fleur du *Taxus* n'appartient pas à l'axe qu'elle semble surmonter directement. Le sommet organique de ce dernier est en réalité rejeté de côté par le développement prédominant d'un axe secondaire qui fournit la fleur. Cette constatation, qui sera plus tard confirmée par Strasburger, jette un certain discrédit sur la confiance qu'on doit accorder aux figures dessinées par Baillon. Cet auteur donne en effet une coupe longitudinale médiane de l'axe floral du *Taxus* où cette particularité n'est pas soupçonnée (1). Il semble cependant que cette constatation n'est pas d'un ordre de recherches plus délicat que l'observation des fins détails de structure organogénique sur lesquels Baillon édifie ses opinions antigymnospermistes.]

En 1870, **Magnus** (2) étudie l'ovule du *Najas* et lui reconnaît une nature axile. Il conclut qu'il en est de même pour celui des Gnétacées et des Taxinées.

A cette même époque, **Delpino** (3) publie un mémoire où il appuie de

1. *Adansonia* I, pl. II, fig. 12.

2. *Beiträge zur Kenntniss der Gattung Najas*. Note in *Bot. Zeit.*, n° 46, 1869; travail complet en 1870.

3. *Ulteriori osservazioni e considerazioni sulla dicogamia*. *Atti di Soc. ital. d. Sc. nat.*, XI.

nouvelles raisons les idées de R. Brown. D'après le botaniste italien, le mode suivant lequel le pollen est capté par l'organe femelle n'appartient pas aux stigmates ordinaires. L'ouverture apicale du sac sécrète des gouttelettes d'un liquide dans lequel s'amasse le pollen qui est ensuite entraîné au fond de la cavité par l'évaporation de ce liquide. Ce n'est là ni le mode de fonctionnement d'un stigmate d'Angiosperme ni même celui d'un micropyle. Cependant on conserve cette dernière expression pour désigner l'ouverture apicale qui représente morphologiquement le micropyle des Angiospermes. [Ces observations physiologiques du botaniste italien donnent un sens net à la remarque, faite en 1826 par R. Brown, que le sommet de l'amande (nucelle) semble être le siège d'une sécrétion.]

Dans l'édition de 1870 du Traité de Botanique de **Sachs**, nous trouvons quelques modifications aux idées qu'exprimait ce savant en 1868. Il admet que les ovules peuvent naître au sommet d'un axe, comme chez le *Taxus*; parfois, c'est au-dessous du sommet, comme chez les *Juniperus*; mais, le plus souvent, c'est sur les bords de feuilles carpellaires que naissent les ovules, comme on le voit chez les *Cycas*. Dans le premier cas, l'ovule résulte de la transformation d'un axe (caulome); dans le second, de la métamorphose d'une feuille entière, et dans le troisième, c'est un simple lobe de feuille transformé. Chez les Cupressinées, les ovules appartiennent bien aux carpelles, car si on les rencontre parfois axillaires, ils sont aussi souvent insérés à une certaine hauteur sur l'écaille. Dans les Abiétinées, l'écaille est une formation placentaire appartenant à la bractée sous-jacente.

L'année suivante, 1871, **Mohl** (1) publie une intéressante étude morphologique sur les feuilles du *Sciadopitys verticillata*.

L'examen anatomique de ces feuilles le conduit à la conclusion que l'aiguille, d'apparence unique à l'extérieur, est formée en réalité des deux feuilles soudées d'un bourgeon axillaire non développé. L'auteur considère ces feuilles comme représentant, dans l'ordre végétatif, l'écaille ovulifère des Abiétinées. Cette écaille serait alors formée des deux feuilles uniques d'un bourgeon axillaire avorté et soudées par leur bord du côté du rachis. Cette particularité explique l'orientation inverse des faisceaux dans l'écaille.

[Van Tieghem (2) admettait, d'après ses observations anatomiques, une

1. Bot. Zeit. 1871, n. 1 et 2.

2. *Loc. cit.*

seule feuille d'un bourgeon avorté et naissant de ce bourgeon du côté du rachis principal. L'auteur faisait toutefois cette réserve qu'on pouvait, sans nuire à l'interprétation générale de l'écaille, la supposer formée de deux feuilles soudées, mais il ne concluait pas définitivement dans ce sens. On se rappelle que Caspary, se basant sur une difformité observée chez le *Larix*, admettait la soudure de deux feuilles, mais par les bords externes, ce qui ramenait l'axe secondaire entre ces feuilles et l'axe principal. Oersted, par un procédé d'observation analogue, était au contraire arrivé à une conclusion inverse, tout à fait conforme à la récente opinion de Mohl.]

En 1872, paraît l'important mémoire de **Strasburger** (1) sur les Conifères et les Gnétacées. Bien que les conclusions fondamentales de ce travail, en ce qui concerne l'interprétation morphologique de la fleur femelle, aient été modifiées depuis par l'auteur lui-même, l'ouvrage n'en reste pas moins rempli de précieux documents. Nous ne résumerons pas ici cette œuvre sur laquelle nous aurons à nous appuyer fréquemment dans l'exposé de la morphologie de la fleur. Nous y reviendrons d'ailleurs un peu plus loin, en exposant succinctement le mémoire suivant du même auteur sur les Angiospermes et les Gymnospermes.

Disons seulement qu'au point de vue de la morphologie florale, Strasburger a formulé des idées analogues à celles de Baillon, de Parlatore, de Dickson, regardant l'enveloppe immédiate du corps reproducteur comme un ovaire et considérant les écailles qui portent ces fleurs comme étant d'origine discoïde (et par suite caulinaire). Strasburger, à l'exemple de Van Tieghem, regarde l'écaille comme dérivée d'un axe secondaire. Il ne cesse d'être d'accord avec ce dernier auteur que lorsqu'il la regarde tout entière comme un rameau étalé.

En 1878, **G.-E. Bertrand**, étudiant les téguments séminaux des Gymnospermes (2), se déclare contre les conclusions antigymnospermistes de Baillon. Il oppose à cet auteur ses propres observations sur le tégument des *Podocarpus*, qui, d'après Baillon (3), naît en un bourrelet continu. C'est là le mode de formation d'un tégument ovulaire et non celui d'un ovaire.

Bertrand insiste particulièrement sur la présence, au sommet du nucelle, d'une *chambre pollinique*, petite cavité creusée par dissociation de cellules et destinée à recevoir le pollen. Découverte par Brongniart en 1875 sur

1. *Die Coniferen und die Gnetaceen*. Iéna 1872, avec atlas.

2. Ann. Sc. nat. Bot., 6^e S., t. VII, 1878.

3. Assoc. franc. Session de Lyon, p. 505, pl. 8, fig. 10, 11.

des graines fossiles, observée ensuite par le même auteur sur des échantillons vivants, cette chambre existe, d'après Bertrand, chez tous les Gymnospermies, et l'auteur n'hésite pas à la considérer comme l'attribut essentiel de la gymnospermie. Elle se forme avant l'élongation de la région de l'ovule commune au nucelle et au tégument, c'est-à-dire avant la différenciation de la cellule mère du sac. [Nous verrons plus loin, en étudiant le développement de l'ovule d'après Strasburger que les dessins histologiques de cet auteur ne corroborent pas toujours cette dernière assertion. C'est ainsi que chez le *Larix* (Fig. XVII), on ne voit aucune trace de la chambre, alors que le sac embryonnaire est différencié. — Il y a, au contraire, concordance pour le Pin (Fig. XVIII). Les observations de Bertrand ne semblent donc pas avoir une généralité aussi grande que celle que leur accorde cet auteur.]

Bertrand, cherchant à définir morphologiquement les différentes parties de la fleur femelle des Conifères, regarde l'écaille ovulifère, à l'exemple de Strasburger, comme un rameau aplati; mais il précise le sens de cette idée en définissant l'écaille « un axe étalé dont les faisceaux, au lieu de se disposer autour de sa ligne de symétrie axiale, restent tous dans un plan tangent à la génératrice de ce rameau ».

[Cette interprétation de l'écaille est très intéressante : c'est peut-être, dans l'état actuel de nos connaissances sur le développement et l'anatomie de cet organe, l'opinion qui explique le mieux les faits observés.]

Quant à l'ovule, Bertrand le considère comme dépourvu de toute signification morphologique parce qu'aucun faisceau ne se rend à cet organe.

[Sans nous élever contre la conclusion de l'auteur, nous devons cependant contester la raison sur laquelle il s'appuie : s'il est des cas où aucun faisceau ne se rend à l'ovule, il en est d'autres, nombreux, où ce faisceau existe. Il en est ainsi chez le *Sciadopitys* et toutes les Abiétinées.]

Dans certaines Taxées où l'enveloppe ovulaire est munie de faisceaux (*Cephalotaxus*, *Torreya*), cette enveloppe n'est autre chose que l'écaille ovulifère enroulée en cornet autour du nucelle nu. Il en est de même chez le *Taxus* et les *Phyllocladus*, l'arille représentant une prolifération annulaire du parenchyme de la base de l'écaille.

Stenzel (1) en 1876, et **Willkomm** (2) en 1880 donnent de nouvelles conclusions tendant à faire admettre la nature foliacée de l'écaille sémini-

1. *Beobachtungen an durchwachsenen Fichtenzapfen*. Nova acta nat. cur., vol. 38, n° 3, 1876.

2. *Zur Morphologie der Samentragenden Schuppe des Abietineenzapfens*. Nov. acta nat. cur., vol. 41, n° 2, 1880.

fière. Leurs observations sont, comme celles de Braun, Caspary, Oersted, etc., empruntées à la méthode tératologique. Elles n'en diffèrent que par les espèces étudiées.

En 1878, une des questions proposées au programme du Congrès international de Botanique tenu à Paris, portait sur l'état actuel de la science à l'égard de la gymnospermie. **Arcangeli** (1), de Florence, traita cette question. La part réservée dans son discours aux opinions émises avant les siennes est assez réduite. Un reproche plus grave peut lui être adressé : elle est inexacte en plusieurs points et parfois offre des contradictions. C'est ainsi que le botaniste italien, après avoir dit que Baillon regarde l'échelle des Cyprès comme formée par la bractée seulement (2), avance, plus loin, que le même auteur la considère comme double et comprenant la bractée et un axe florifère soudé avec elle (3). Le reste du discours comprend l'exposé des recherches de l'auteur et quelques considérations générales sur la gymnospermie.

Arcangeli a employé la méthode anatomique, comme Van Tieghem et Strasburger, mais il arrive à des résultats tout différents. Il prétend que, dans les appendices du cône, les deux arcs fibro-vasculaires, à trachées en regard, font toujours partie intégrante d'un même organe qui n'est autre chose qu'un rameau plus ou moins transformé portant les fleurs femelles. Dans quelques cas, cet organe n'est qu'une feuille toute simple.

Ainsi, chez les Pins comme chez les Cupressinées, l'échelle ovulifère est un véritable rameau, et la bractée mère appartient plutôt à ce rameau qu'à l'axe du cône. Chez les *Araucaria*, les appendices du cône ont, au contraire, de vraies bractées qui ne manifestent pas d'indice de transformation en rameau. Il faut donc admettre que les appendices des cônes des Conifères peuvent varier dans leur signification morphologique.

Abordant ensuite la question même de la gymnospermie, l'auteur fait la critique des arguments successivement mis en avant pour ou contre la nature ovulaire du corps reproducteur. Il finit par conclure que la fleur femelle des Conifères ressemble plus à un ovule qu'à un pistil et que, par suite, ces plantes sont vraiment gymnospermes. Toutefois, comme il y a des organes qui représentent les feuilles carpellaires, le nom de *Gymnospermes* peut faire croire à une absence de carpelles; il serait préférable

1. *De la Gymnospermie : structure de la fleur femelle des Conifères*. Congrès international de botanique et d'horticulture, tenu à Paris du 16 au 24 août 1878.

2. *Loc. cit.*, p. 35.

3. *Loc. cit.*, p. 37.

d'abandonner ce nom et de substituer aux noms de Gymnospermes et Angiospermes ceux d'*Archispermes* et de *Métaspermes* proposés par Strasburger en 1872.

[Cette dernière remarque montre que l'auteur avait connaissance du mémoire de Strasburger. Il est d'autant plus utile de le remarquer que, dans l'exposé de ses recherches anatomiques, Arcangeli énonce comme étant le résultat de ses propres travaux, des faits déjà établis par le savant botaniste de Bonn. Il en est ainsi pour la disposition de l'appareil vasculaire de l'écaille dans les *Araucaria* et le *Cunninghamia*. Quant aux critiques des opinions de Van Tieghem, reposant sur l'observation d'une *zone ligneuse unique* (1) à la base de l'écaille des Pins, des Cupressinées, etc., observation qui permet à son auteur de conclure à la nature raméale de l'ensemble du système que cette zone ligneuse innerve, elles montrent que le botaniste de Florence a étudié des échantillons de cônes qui avaient depuis longtemps perdu leur qualité de fleur pour passer à celle de fruit.]

En 1879, après plusieurs publications partielles où il est traité de la physiologie de la fleur des Conifères (2) et dont l'une (3) était antérieure à son travail de 1872 qui la résume et la complète, **Strasburger** publie un mémoire accompagné de nombreuses planches sur les Angiospermes et les Gymnospermes (4). C'est, en même temps qu'une œuvre documentaire, un travail de révision où sont commentés les matériaux antérieurs.

En ce qui concerne les Gymnospermes, Strasburger considère désormais comme ovule tégumenté ce qu'il regardait en 1872 comme une fleur carpellée. Il est amené à cette nouvelle opinion par les travaux de Eichler, de Braun et de Warming sur les Cycacées, et par ses propres recherches sur l'ovule des Angiospermes en général et celui des *Polygonum* en particulier. Les homologues reconnues, dans la formation du sac embryonnaire, entre les Angiospermes et les Gymnospermes militent aussi en faveur de cette opinion.

Toutefois, Strasburger ne reporte pas au support de l'ovule la valeur morphologique de feuille carpellaire qu'il attribuait précédemment au tégument. Ce support est, chez les Conifères, de nature axile. Lorsqu'il existe plusieurs ovules, l'auteur les regarde comme formant, avec leurs

1. *Loc. cit.*, p. 36.

2. *Sind die Coniferen gymnospermen oder nicht?* Flora bras., 1873, p. 269. — *Einige Bemerkungen über Lycopodiaceen*. Bot. Zeit., 1873. — *Ueber Befruchtung und Zelltheilung*. Iéna, 1868.

3. *Die Befruchtung bei den Coniferen*. Iéna 1868.

4. *Die Angiospermen und die Gymnospermen*. Iéna 1879.

supports, une inflorescence polyflorale. Chaque ovule représente une fleur, mais une fleur réduite à sa partie ovulaire et privée de toute enveloppe florale comparable à celle des autres Phanérogames. [Cette conception de l'appareil femelle est la même que celle qu'émettait Eichler en 1863 (1).]

Chez les Conifères, l'ovule n'a qu'un tégument, homologue du tégument externe des Gnétacées qui en ont deux (*Ephedra*, *Welwitschia*) ou trois (*Gnetum*). Chez certaines Taxacées, le tégument unique se double d'un arille.

Dans le *Taxus*, l'ovule est nettement terminal et axile; sans relation plus marquée avec l'une ou l'autre des deux dernières bractées. Les dispositions vasculaires indiquées par Van Tieghem pour donner à l'une de ces feuilles la valeur d'une bractée florale et à l'ovule la valeur synthétique d'un carpelle et d'un ovule, n'existent pas en réalité. Il en est de même chez les *Torreya*.

Dans le *Cephalotaxus*, les deux ovules qui naissent à l'aisselle de chacune des bractées décussées du petit axe femelle (sorte de strobile réduit), constituent une petite inflorescence bi-flore. On serait tenté de comparer à cette inflorescence celle du *Ginkgo*, avec cette différence que les pédoncules floraux sont très allongés. Mais, à part cette différence, on rencontre souvent, chez le *Ginkgo*, des inflorescences polyflorales et, de plus, les fleurs supplémentaires, lorsqu'elles existent, sont décussées par rapport aux premières. Cette particularité combat aussi l'opinion de Van Tieghem, qui considère les ovules du *Ginkgo* comme des lobes de feuilles.

Chez les Podocarpées, le pédoncule floral est tantôt nul et la fleur (ovule) est sessile (*Phyllocladus*), tantôt court (*Dacrydium*) ou long (*Podocarpus*). Dans ce cas, le pédoncule floral se recourbe à son extrémité et, selon l'accentuation de cette courbure, l'ovule est demi-renversé (*Dacrydium*), ou complètement retourné et soudé avec le pédoncule (*Podocarpus*).

Chez les Araucariées (*Araucaria*, *Dammara*, *Cunninghamia*) où les fleurs sont retournées, on trouve l'inflorescence soudée avec la bractée florale. Uniflore chez les *Araucaria* et les *Dammara*, elle est triflore chez le *Cunninghamia*. Libres par rapport à leur pédoncule dans ces deux derniers genres, les fleurs (ovules) sont au contraire soudées avec lui chez les *Araucaria*. C'est comparable à ce qui se passe pour la fleur (ovule) des *Podocarpus*.

L'écaille fructifère des Abiétinées est une formation axile aplatie qui

1. *Loc. cit.*

doit son développement à un accroissement prédominant de sa partie externe. Les deux fleurs (ovules) retournées qu'elle porte doivent être considérées comme deux pousses secondaires implantées sur une pousse primaire qui, se développant en écaille dans sa région externe, provoque le retournement des fleurs et leur soudure avec elle.

Les *Sciadopityées* (1) ne diffèrent pas essentiellement des *Abiétinées*, si ce n'est par la soudure de l'écaille avec la bractée mère. Resterait cependant à éclaircir le fait de la pluralité des fleurs.

La soudure de l'écaille ovulifère avec la bractée mère est générale et complète chez les *Taxodinéés* et les *Cupressinées*. La distinction est nette par le système vasculaire de ces deux organes. [Strasburger est ici d'accord avec Van Tieghen pour ce qui concerne cette distinction vasculaire en général; cet accord cesse lorsqu'il s'agit de déterminer les limites respectives de chacune des deux parties vasculaires.]

Les fleurs sont tantôt insérées à la base de l'écaille et dressées (*Cupressinées*), tantôt insérées plus haut et, par suite, retournées, comme cela se présente chez le *Sciadopitys* et les *Abiétinées*. Lorsqu'il n'y a qu'une fleur médiane ou deux fleurs seulement, on doit les interpréter comme une inflorescence uni- ou bi-flore. Mais, lorsqu'il y en a un grand nombre, on ne saurait décider s'il s'agit d'un système complexe de pousses ou pédoncules floraux soudés avec un axe commun et formant l'écaille, ou bien s'il s'agit d'ovules adventifs surajoutés.

Strasburger fait ensuite remarquer qu'en substituant l'expression ovule à celle de fleur et en lui donnant, chez les *Gymnospermes*, la même valeur morphologique, il n'a pas entendu donner à cette fleur un sens aussi large que celui qu'on a coutume d'attribuer à ce mot. L'expression fleur est employée ici avec la signification de sporange.

Dans un chapitre spécial, le même auteur étudie des cas tératologiques de cônes d'*Abiétinées* et fait des observations analogues à celles de Braun (1860), Caspary (1861), Oersted (1864), Stenzel (1876). Strasburger reconnaît comme légitimes les conclusions de ces auteurs, à la condition, toutefois, d'admettre la valeur de leur méthode d'observation. Mais il critique précisément cette valeur, à l'exemple de Baillon (1864), et explique que les monstruosité observées ne sont autre chose que le résultat de la lutte du système végétatif contre l'appareil reproducteur et ses annexes; antagonisme qui s'explique d'ailleurs par la faible distance morphologique qui

1. Cette division systématique, formée de la seule espèce connue du genre *Sciadopitys*, avait été créée par Strasburger en 1872. Eichler (1875), dans son livre « *Blüthendiagramm* », adoptait cette manière de voir.

sépare ces deux ordres de formations, Strasburger maintient donc son interprétation première de l'écaille à fruit.

En 1881, **Eichler** (1) donne, sur la fleur femelle des Conifères, un aperçu général dans lequel il modifie ses conceptions premières. Reprenant les idées de Brongniart sur le dédoublement de la bractée mère, il les développe en s'appuyant sur certains travaux de Celakovsky, relatifs au dédoublement des organes en surface. Il pose en principe que lorsqu'une feuille donne à sa surface une production vascularisée, les faisceaux de ce segment tangentiel sont inversement orientés par rapport à ceux de la feuille mère.

Ainsi, chez les *Dammara*, l'ovule renversé, inséré sur la feuille, reçoit un faisceau détaché du groupe vasculaire inférieur (Strasburger), et cette branche est inversement orientée par rapport à ce groupe. L'ovule représente, avec ce faisceau, le segment tangentiel supérieur.

Il en est de même chez les *Araucaria*, *Cunninghamia*, où les ovules sont surmontés de petites excroissances ligulaires qui se détachent de la feuille mère sans entraîner de faisceaux.

Dans le *Sciadopitys*, Eichler tend à considérer la partie interne de l'appendice comme une excroissance ventrale de la bractée; mais ici le fort développement de ce segment interne entraîne une innervation vasculaire très développée.

Dans les Abiétinées, l'écaille interne, qui apparaît au début comme un renflement transversal basilaire de la bractée, est également une dépendance de cette dernière. La liaison des deux organes s'étend souvent, au moins à l'origine, à leur système vasculaire, celui de l'écaille dérivant de celui de la bractée. L'écaille est donc une énorme excroissance interne de cette dernière, et l'ensemble représente une seule feuille. D'ailleurs, la séparation, bien que fort profonde, n'est pas complète : on rencontre toujours à la base une partie commune. L'étroite dépendance des deux organes se trouve encore affirmée par ce fait que, dans les cônes à écailles caduques, les deux parties se séparent de l'axe comme une seule feuille.

Eichler critique l'opinion des auteurs qui voient dans l'écaille interne un produit axillaire de la bractée.

On a vu que Strasburger, repoussant les conclusions tirées de la méthode tératologique, expliquait les faits observés par un antagonisme

1. *Ueber die weiblichen Blüten der Coniferen*. Monastb. d. K. Ac. d. W., nov. 1881.

entre le système végétatif et le système reproducteur de la plante. Suivant les cas, l'un de ces appareils l'emporte sur l'autre, l'axe réduit, qui produit normalement l'écaille séminifère, pouvant parfois se développer en un rameau feuillé. Eichler, pour mettre ces faits d'accord avec sa conception de l'écaille, explique qu'un bourgeon surnuméraire, naissant à l'aisselle de la feuille dédoublée, sépare, par pression, le segment interne en deux lobes qui, vis-à-vis de ce petit axe, se comportent comme deux premières feuilles.

L'auteur fait remarquer toutefois que cette observation mériterait un examen plus approfondi.

Chez les Taxodinéés, Eichler reconnaît à l'écaille, d'apparence unique, une nature double, mais ici encore la partie qui porte les ovules est une excroissance de la bractée.

Les Cupressinées n'offrent pas ce dédoublement. Dans ce groupe la bractée reste simple, tout en prenant un grand développement, et les ovules sont placés à l'aisselle de ces feuilles carpellaires. Le strobile tout entier est une fleur.

Le groupe des Taxacées montre toutes les transitions entre les ovules axiles et les ovules nés sur des feuilles. Chez les *Microcachrys*, *Dacrydium*, *Podocarpus*, les ovules naissent de la feuille carpellaire. Dans les deux derniers genres, l'insertion ovulaire tend à descendre vers l'aisselle de la feuille : on trouve l'ovule nettement axillaire dans le *Phyllocladus*. En même temps la feuille carpellaire subit une réduction. Enfin chez le *Taxus* et les *Torreya*, il n'y a plus de feuilles carpellaires proprement dites et les ovules occupent le sommet d'un petit axe bractéolé.

En résumé, dans toutes les Conifères, les écailles du cône ne sont que des feuilles simples, parfois dédoublées avec excroissance ventrale. Les ovules naissent à la surface de ces segments internes des feuilles ou à l'aisselle de celles-ci. Le cône doit donc être considéré comme une fleur dont les appendices représentent des carpelles ouverts. Chez le *Taxus* et les *Torreya*, les ovules, naissant directement au sommet de petits rameaux bractéolés, forment à eux seuls la fleur tout entière.

[Dans cet exposé, Eichler n'a conservé que pour le *Taxus* et les *Torreya* l'idée de fleur qu'il appliquait à l'ovule seul dans tout le groupe des Conifères. Pour le reste, il fait remonter l'idée de fleur à tout le cône, en admettant que les bractées mères représentent des carpelles pourvus ou non d'une excroissance ventrale portant les ovules. Ces bractées reçoivent donc ici la même interprétation que celle que leur attribuait Schleiden. Quant à la signification morphologique de l'écaille ovulifère interne (qui

d'ailleurs n'est pas admise par Eichler dans tous les groupes), elle est la même que celle qu'exprimait Brongniart (1) en 1844. Il convient d'ajouter que le botaniste allemand cherche à étayer cette théorie par des arguments empruntés à l'étude du développement et à l'anatomie générale. Brongniart s'était contenté d'émettre cette opinion sans la justifier par des preuves suffisantes. Sachs, plus tard, avait également exprimé la même idée, mais d'une manière tout aussi aphoristique.

Pour intéressante que soit l'idée développée par Eichler pour expliquer l'écaille ovulifère, on ne peut s'empêcher de remarquer qu'elle est surtout spéculative et que si elle s'accorde avec quelques faits, d'autres la contredisent formellement. La contradiction est absolue pour les Abiétinées où, contrairement à l'opinion du botaniste allemand, le système vasculaire des deux organes superposés est distinct dès l'axe. Seules, les Araucariées et certaines Taxodiées (*Athrotaxis*, *Cunninghamia*) supportent cette interprétation. Quant à admettre la nature double de l'écaille chez les autres Taxodiées sans la reconnaître chez les Cupressinées, c'est là une contradiction qu'on ne saurait s'expliquer après les travaux anatomiques publiés sur ce sujet].

Depuis la publication de ces observations, les idées de Eichler n'ont pas changé, en ce qui concerne l'interprétation morphologique des différentes parties de l'appareil femelle des Conifères. En 1887, dans son étude générale de cette famille (2), cet auteur décrit la fleur femelle d'après les opinions exprimées en 1881.

Depuis cette époque, aucun travail n'est venu éclairer d'un jour nouveau la question controversée de la morphologie de la fleur femelle des Conifères. Si l'accord est presque unanime pour considérer l'organe femelle essentiel comme un ovule tégumenté comparable à un ovule de plante Angiosperme, nous voyons des divergences d'opinion se manifester encore quand il s'agit de définir la morphologie des organes accessoires voisins de cet ovule. Nous essayerons plus loin d'apprécier la valeur comparative des opinions contradictoires émises à ce propos.

Avant de clore cette revue, et bien que le sujet ne se rapporte qu'indirectement à l'étude de la fleur femelle, il convient de mentionner les

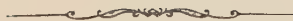
1. *Loc. cit.*

2. Eichler in « Engler et Prantl », fasc. 3, 4 et 8, 1887.

recherches récentes de Belajef (1) (1892) et de Strasburger (2) (1892) sur la morphologie du pollen des Conifères. Ces travaux remarquables jettent un jour nouveau sur la phylogénie de ces plantes et nous les exposerons en substance dans le chapitre où il sera traité des phénomènes morphologiques et physiologiques qui accompagnent la fécondation.

1. *Zur Lehre von dem Pollenschlauche der Gymnospermen.* Berichte der deutsch. bot. Gesell. 26 nov. 1891. T. IX, p. 280, pl. XVIII.

2. *Ueber das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen.* Iéna 1892.



CHAPITRE PREMIER

MORPHOLOGIE ET PHYSIOLOGIE GÉNÉRALES DE L'INFLORESCENCE ET DE LA FLEUR ⁽¹⁾

§ I. — DÉVELOPPEMENT ET STRUCTURE

Pour cet exposé, nous suivrons, dans ses traits généraux, le classement récent adopté par Eichler (2). Nous nous écarterons seulement de cet ordre dans les groupes secondaires; les raisons de ces divergences seront indiquées au moment opportun.

I. — TAXOÏDÉES

A. Taxées.

Dans le *Taxus baccata*, le bourgeon floral apparaît, dès l'automne, à l'aisselle de feuilles vertes ordinaires, sur la pousse de l'année (Fig. I, *A*). Toutefois, ce n'est qu'au printemps de l'année suivante que s'achève la différenciation définitive qui précède l'anthèse.

Le petit axe secondaire, ainsi produit, porte une série de feuilles modifiées, courtes, écailleuses, disposées suivant la fraction de divergence $\frac{2}{5}$. A l'aisselle de la huitième, ou, au plus, de la dixième de ces bractées, se développe un second bourgeon, tertiaire par rapport à la pousse mère originelle. Ce bourgeon ne tarde pas à prendre un développement prédominant qui rejette de côté le sommet végétatif de l'axe secondaire dont la croissance s'arrête (Fig. I, *C*, *v*).

1. Ainsi qu'il sera expliqué à la fin du chapitre, l'ovule téguementé des Conifères est, dans ces descriptions, considéré comme représentant une fleur.

2. Engler et Prantl, Fasc. 3, 4 et 8.

L'axe tertiaire, qui semble dès lors continuer directement l'axe secondaire, se garnit de trois paires d'écailles décussées et se termine. Le sommet végétatif apparaît d'abord comme un mamelon arrondi à peine proéminent. Puis, un bourrelet circulaire se forme (Fig. XIII, 1), dépasse bientôt en hauteur le mamelon central qui croît à son tour, et, lorsque la différenciation est complète, l'ensemble de cette formation apparaît comme un ovule orthotrope unitégumenté dont le micropyle serait largement béant (Fig. I, C, *m*).

Il faut ajouter que l'orifice du tégument est divisé en deux petites lèvres alternes avec les deux dernières écailles. L'ovule termine l'axe et n'offre pas de liaison plus marquée avec l'une qu'avec l'autre de ces deux écailles.

L'appareil vasculaire, qui innerve l'axe tertiaire et ses appendices, consiste, à la base, en deux faisceaux à trachées en regard. Ces faisceaux se trifurquent, la branche médiane de chaque division se rendant à la bractée correspondante, et les deux branches latérales se réunissant deux à deux pour former, plus haut, le système vasculaire de l'axe. Les deux faisceaux, ainsi reconstitués dans un plan perpendiculaire à celui qu'ils occupaient avant leur première division, subissent une nouvelle trifurcation qui donne lieu aux mêmes phénomènes d'innervation pour le verticille suivant. Il en est de même pour le troisième et c'est sous la forme de deux faisceaux symétriquement placés par rapport à l'axe que le système vasculaire s'épanouit à la base du nucelle. De cette cupule vasculaire partent deux (parfois trois ou quatre) cordons de cellules allongées qui s'enfoncent dans le tégument ovulaire. Ces cordons ne présentent pas d'éléments vasculaires nettement différenciés : ils semblent représenter des faisceaux restés à l'état méristématique.

Au-dessous du tégument et après sa différenciation complète, naît, aux dépens de l'axe, un second bourrelet circulaire qui prend un développement sacciforme et enveloppe presque complètement l'ovule pendant la formation et la maturation de la graine. Ce sac naît à la manière d'un tégument ; il n'en diffère que par son énorme développement et par la coloration brillante qu'il prend à la maturité : c'est un *arille* (Fig. I, C, *a*).

Le plus souvent, une seule des bractées $\frac{2}{5}$ du bourgeon secondaire, se montre fertile ; mais, quelquefois, la bractée la plus voisine prend de même un bourgeon floral à son aisselle et la petite pousse secondaire se montre pourvue de deux ovules, placés à l'extrémité de deux axes tertiaires qui forment une petite inflorescence dichotome en apparence (Fig. I, A, *, et Fig. XIII, 5). Le sommet végétatif de l'axe secondaire reste rudimentaire ; cet arrêt de développement n'est, cependant pas constant et parfois, sur-

tout dans les inflorescences uniflores, le sommet végétatif se développe au-delà de l'axe tertiaire floral qu'il rejette de côté et se couvre, non seulement de bractées réduites, semblables à celles de la base, mais de longues feuilles vertes ordinaires. Il s'agit évidemment là d'un empiètement accidentel du système végétatif de la plante sur son système sexuel (Fig. I, B).



FIG. I (d'après Strasburger).

- A. — Rameau feuillé portant de petites inflorescences femelles à l'aisselle de quelques feuilles ; ★, inflorescence double.
B. — Une inflorescence femelle anormale dont le sommet végétatif, au lieu de s'éteindre, a développé des feuilles ordinaires.
C. — Une inflorescence femelle normale grossie ; v, sommet végétatif de cette inflorescence ; il est déjeté par le développement prédominant d'un axe secondaire né à l'aisselle de l'une des dernières bractées ; n, nucelle ; i, tégument ovulaire ; m, micropyle ; e, sac embryonnaire ; α , arille naissant.

L'inflorescence double accidentelle, ci-dessus décrite pour le *Taxus*, devient normale chez les *Torreya* (Fig. II, B). Toutefois, il y a un raccourcissement de l'axe qui porte l'ovule : cet axe ne prend que deux paires de bractées décussées. La formation d'un arille suit de très près celle du tégument et elle s'accompagne d'un allongement caractéristique de la région

de l'axe qui la fournit. Il en résulte que le lieu d'insertion du tégument se trouve surélevé (Fig. XIII, 6).

Quant au trajet des faisceaux qui innervent cette inflorescence biflore, il est le même que chez le *Taxus*.

De même que dans ce dernier genre, on rencontre parfois des anomalies consistant, soit dans le développement en un bourgeon floral médian du sommet végétatif de la pousse secondaire, soit dans le développement de ce sommet en un petit rameau feuillé. Dans le premier cas, l'inflorescence devient triflore, dans le second elle est biflore, mais ne semble plus terminale.

Van Tieghem avait décrit la formation de l'ovule chez le *Taxus* en disant que cet ovule est axillaire de l'une des deux dernières bractées décussées du bourgeon floral et qu'il ne termine pas plus l'axe tertiaire que ce dernier ne termine lui-même l'axe secondaire dont il dérive. De plus, cet auteur admettait, pour les faisceaux se rendant à l'ovule, un retournement de leurs trachées vers celles du faisceau de la bractée axillante. Van Tieghem étendait la même conclusion aux *Torreya* en élevant d'une génération le bourgeon floral. Strasburger conteste formellement la réalité de ces assertions. Il a montré que rien ne justifiait une liaison de l'ovule avec l'une plutôt qu'avec l'autre des deux dernières bractées décussées; que le prétendu retournement des faisceaux n'existe pas et que, par suite, l'ovule est nettement terminal par rapport au rameau bractéolé qui le porte.

Il convient d'ajouter que les figures apportées par Van Tieghem à l'appui de son opinion ne paraissent pas la justifier : le retournement des faisceaux n'est pas figuré (1).

Les fleurs femelles du *Cephalotaxus Fortunei* apparaissent, au début, sous la forme de petits bourgeons secondaires, axillaires de bractées formant le bourgeon terminal d'une pousse végétative ordinaire. Les fleurs semblent donc, au début, occuper l'extrémité des ramilles de l'année précédente. Mais cette situation dure peu : l'axe primaire se développe en une branche feuillée qui constituera la pousse de l'année, et les petits axes secondaires qui donneront les fleurs femelles forment une couronne autour de la base de cette pousse. Les bractées axillantes qui leur donnent naissance ont l'équivalence morphologique de feuilles vertes ordinaires.

Chacun des petits axes secondaires se munit de quatre à huit paires de

1. *Lot. cit.*, pl. 16, fig. 96 et 97.

bractées décussées fertiles; puis, l'entre-nœud basilaire de l'axe s'allonge fortement, de sorte que les bractées terminales semblent groupées en une tête strobiliforme. A l'aisselle de chaque bractée se développe un petit axe court qui donne naissance, latéralement, à deux ovules unitégumentés entourés à la base d'un arille rudimentaire (Fig. II, C).

Trois faisceaux partant de l'axe du petit strobile innervent chaque bractée et son produit axillaire. Le faisceau médian se rend à la bractée elle-même; les deux faisceaux latéraux se rendent aux deux ovules et pénètrent

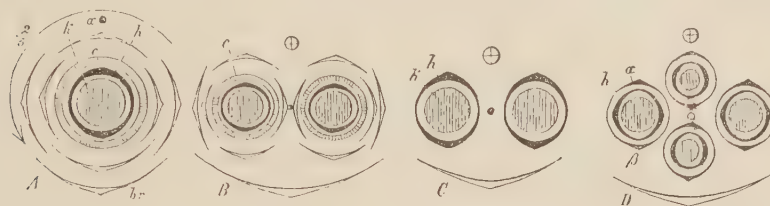


FIG. II. — DIAGRAMMES, d'après Eichler.

- A. — *Taxus baccata* ♀; *bn*, bractée fertile, appartenant à la série $2/5$ de l'axe secondaire né à l'aisselle d'une feuille végétative ordinaire. (Voir fig. I, A et B.); α , sommet de l'axe secondaire donnant quelques bractées stériles (non figurées dans ce diagramme) au-dessus de la bractée fertile *br*. Les trois paires suivantes de bractées décussées appartiennent à l'axe tertiaire dont le sommet est occupé par l'ovule *k*, entouré de son tégument *h*, et d'un arille *c*.
- B. — *Torreya nucifera* ♀. Comme chez le *Taxus*, sauf que la bractée *B* est d'une génération plus élevée que la bractée *br*; l'axe avorté, entre les deux ovules, est de même, l'équivalent de l'axe α , mais plus élevé d'un degré. Il en est de même des deux axes latéraux terminés par les ovules. — Ces deux axes latéraux portent deux paires de bractées décussées avant de se terminer.
- C. — *Cephalotaxus Fortunei* ♀. L'axe principal, figuré dans ce diagramme, représente en réalité un axe secondaire né à l'aisselle d'une feuille verte ou d'une bractée de bourgeon qui en est l'équivalent morphologique; *C* est une des bractées décussées insérées sur cet axe d'inflorescence; à son aisselle, un axe tertiaire rudimentaire donne, à droite et à gauche, deux ovules tégumentés *k*, *h*.
- D. — *Ginkgo biloba* ♀. Dans ce diagramme, l'axe principal représente un rameau végétatif court; la bractée inférieure *D* est une vraie feuille. — A son aisselle, un axe allongé donne une inflorescence polyflorale en deux paires de fleurs décussées. — α , β , cupule courte représentant peut-être deux bractées florales. ?

dans le tégument après une bifurcation préalable. Cette bifurcation s'accompagne d'un retournement des deux branches filles qui vont innervent chaque ovule, de sorte que ces branches ont leurs trachées tournées en dehors, le liber regardant le nucelle.

Il semble que cette inflorescence biflore représente l'inflorescence des *Torreya*, avec une réduction qui aurait porté sur le système végétatif que représentent, dans ce dernier genre, les bractéoles des axes floraux. L'axe tertiaire des *Torreya* serait représenté, chez les *Cephalotaxus*, par le mamelon réduit, axillaire de l'une des bractées décussées. Les deux ovules latéraux représenteraient, à eux seuls, deux axes de quatrième génération

qui ne diffèrent de ceux qui portent les ovules chez les *Torreya*, que par la suppression des bractéoles. Ces organes appendiculaires font de même défaut sur l'axe tertiaire.

Une réduction analogue se manifeste pour l'arille qui reste rudimentaire : mais la nullité de son rôle protecteur se trouve compensée par le développement énorme du tégument ovulaire. C'est à ce développement qu'il faut attribuer la différenciation nette des faisceaux qui l'innervent, différenciation qui reste embryonnaire chez le *Taxus*.

Au fur et à mesure du développement, le plus grand nombre des ovules du petit strobile avortent : une ou deux graines seulement arrivent à maturité.

Dans le *Ginkgo*, les ovules prennent naissance, à l'automne, dans le bourgeon fermé qui suit la production florale de l'année. Des feuilles qui forment ce bourgeon, les unes sont externes, écailleuses, colorées en brun et réduites à de larges bractées plates et sessiles ; les autres, plus internes, passent, par d'insensibles transitions, à la forme foliaire flabellée des feuilles végétatives ordinaires. C'est à l'aisselle de ces appendices, bractées ou feuilles, que s'élèvent de petits pédoncules, le plus souvent terminés par deux mamelons qui semblent résulter de la dichotomie de leur support (Fig. III, 1). Les mamelons sont les rudiments de deux ovules. Un tégument naît, en forme de bourrelet, à la périphérie et finit par envelopper le nucelle d'un sac conique, ouvert au sommet et montrant une ouverture irrégulièrement bilabée.

Strasburger (1) prétend que le plan médian de ces deux lèvres est toujours perpendiculaire au plan vertical médian de la feuille mère de l'inflorescence. Nos observations ne nous ont pas montré une semblable régularité. Le plus souvent même, le plan médian des lèvres de l'un des ovules est perpendiculaire à celui de l'ovule voisin.

D'ailleurs, l'orifice est en réalité très irrégulièrement bi-labé, une coalescence unilatérale des deux lèvres intervenant fréquemment pour donner à l'orifice la forme d'un bec de cruche. Nous pensons que ces irrégularités doivent s'élever contre l'opinion qui tend à considérer l'enveloppe nucellaire comme formée de deux feuilles soudées. Cette enveloppe est un tégument, avec la réserve de l'adaptation spéciale de son orifice à un rôle de réception du pollen qui en fait l'équivalent physiologique d'un stigmate.

Le tégument ovulaire est soudé au nucelle jusqu'aux deux tiers environ de sa hauteur.

1. *Bot. cit.*, 1879.

C'est au printemps que les bourgeons s'ouvrent et que les ovules apparaissent au dehors. Ils sont soulevés par un accroissement intercalaire considérable du pédoncule commun qui les porte. Parfois même cet accroissement atteint le support immédiat de chaque ovule qui devient lui-même longuement pédonculé. Souvent aussi, la paire normale d'ovules se trouve renforcée d'autres fleurs qui se disposent alors dans un plan perpendiculaire au premier. La figure III, 4, représente une de ces inflorescences complexes qui comprend deux paires superposées d'ovules. Entre les deux dernières branches se termine le sommet végétatif du pédoncule commun.

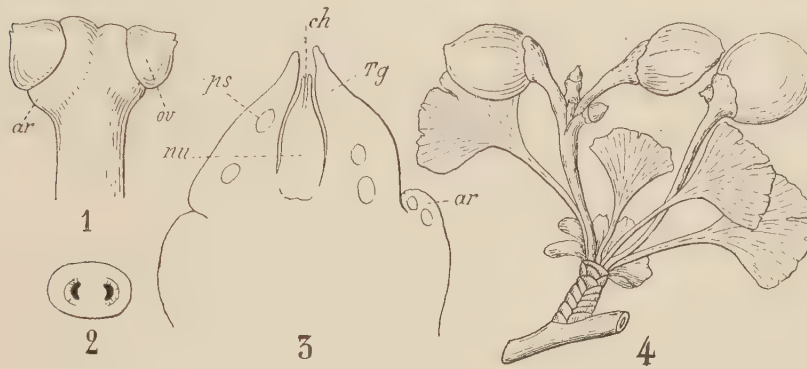


FIG. III.

Ginkgo biloba, fleur femelle.

1. — Jeune fleur, grossie. Le pédoncule de l'inflorescence supporte deux fleurs ou ovules *ov*; *ar*, bourrelet circulaire figurant un arille rudimentaire. Gr. 5 D.
2. — Coupe transversale du pédoncule floral, montrant deux faisceaux en fer à cheval.
3. — Portion plus grossie de l'ovule; *ch*, chambre pollinique profonde au sommet du nucelle *nu*; *Tg*, tégument ovulaire soudé au nucelle; *ar*, arille rudimentaire. Gr. 38 D.
4. — Rameau court portant deux inflorescences femelles, nées à l'aisselle de feuilles vertes. A droite, un seul des deux ovules primitifs s'est développé; c'est un cas très général. A gauche, une inflorescence complexe montrant deux bifurcations successives décussées.

La croissance des ovules s'accompagne d'un gonflement de leur pédoncule au niveau basilaire d'insertion. Il est probable que cette collerette qui reste d'ailleurs rudimentaire, représente un arille (Fig. III, 3, *ar*).

Le système vasculaire de l'inflorescence comprend, à son origine sur l'axe du rameau, deux systèmes de faisceaux : l'un extrême, formé de deux branches grêles à trachées supérieures (ou internes) et pénétrant dans la feuille mère; l'autre interne, formé de deux faisceaux puissants à trachées latérales et en regard, pénétrant dans le pédoncule floral. Ce second système se comporte donc, à l'origine, comme le système vasculaire d'un rameau. Sa disposition, à l'intérieur du pédoncule, varie d'ailleurs selon le nombre des fleurs produites. Si, comme c'est le cas le plus général, l'inflo-

rescence est formée de deux fleurs, le système vasculaire reste réduit à deux faisceaux en fer à cheval, se regardant par leur concavité (Fig. III, 2); s'il apparaît des fleurs surnuméraires, le nombre des faisceaux augmente et il se forme un cercle vasculaire de plus en plus accentué.

Au-dessous de chaque ovule, le faisceau qui l'innerve se termine à la base du nucelle en une cupule de cellules spiralées qui ne pénètrent pas dans le tégument.

Avant cet épanouissement, le faisceau, qui revêt la forme d'une gouttière dont la concavité est occupée par les trachées, replie extérieurement ses bords qui viennent se réunir suivant la ligne dorsale du faisceau; cette production vasculaire surnuméraire va se terminer dans l'arille rudimentaire en une collerette de cellules spiralées. On observe tous les points de passage entre ces cellules vasculaires courtes et les vaisseaux allongés du bois normal du faisceau. Nous pensons que cette production représente le tissu de transfusion qui, chez les Conifères, est la forme fréquente des terminaisons vasculaires surnuméraires. Il serait à coup sûr imprudent de conclure de sa présence à la nature foliaire de l'organe qu'il innerve, bien qu'il puisse y avoir quelque présomption dans ce sens (Fig. II, D, α , β).

Dans les inflorescences normales à deux ovules, un seul, ordinairement, arrive à maturité (Fig. III, 4). Après la pollinisation, les ovules tombent, par rupture du pédoncule à la base, et la fécondation s'effectue sur le sol.

Van Tieghem considère l'inflorescence du *Ginkgo* comme la première et unique feuille d'un bourgeon axillaire avorté. Les ovules seraient des lobes de feuille. Les inflorescences composées, ci-dessus décrites, s'opposent à cette interprétation. Il en est de même pour les *Cephalotaxus* dont les deux ovules seraient, pour cet auteur, les deux lobes d'une feuille carpellaire issue d'un bourgeon axillaire non développé. Strasburger prétend que, contrairement aux faits décrits par Van Tieghem, chaque ovule prend un système vasculaire comparable à celui de l'ovule terminal des *Taxus*; que le bourgeon axillaire médian, bien que réduit, est très apparent et que les deux ovules doivent être considérés par suite comme étant de nature axile. Ils représentent, avec une réduction du système végétatif, une inflorescence de *Torreya*.

Les *Phyllocladus* se rattachent immédiatement aux Taxées par leurs ovules dressés. Chaque inflorescence consiste en une sorte de rameau aplati portant des bractées fertiles à l'aisselle desquelles se développe un ovule axillaire, sessile, dressé (Fig. IV, A). Un arille membraneux se

forme à sa base. D'après Baillon, l'orifice récepteur du pollen est nettement bi-labié dès l'origine. Trois faisceaux se détachent de l'axe et se rendent, le médian à la bractée, les deux latéraux à l'ovule avec leurs trachées en regard. Ils se résolvent sous le nucelle en une cupule de cellules spiralées.

Comme on le verra plus loin, les *Phyllocladus* marquent, par leurs ovules, axillaires de bractées épaissies, un point de passage des Taxées aux Podocarpées par le groupe des Dacrydiées.

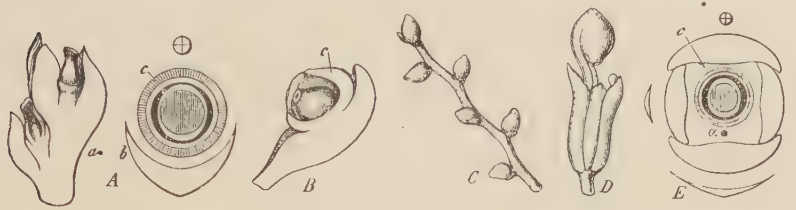


FIG. IV.

- A. — *Phyllocladus trichomanoides*. *a*, inflorescence femelle en coupe longitudinale; diagramme d'une fleur; *b*, bractée mère; *c*, arille; le nucelle est représenté par le cercle central, le tégument par l'anneau noir. (D'après Hooker.)
B. — *Dacrydium Colensoi*. Coupe longitudinale médiane d'une bractée portant un ovule tégumenté entouré d'un arille *c*.
C. — *Podocarpus spicata*. Inflorescence femelle. (D'après Eichler.)
D. — *Podocarpus Sellowii*. Inflorescence femelle. (D'après Eichler.)
E. — *Podocarpus chinensis*. Diagramme d'une inflorescence, construit d'après les données de Strasburger. E, Feuille mère de l'inflorescence femelle; α , sommet végétatif avorté de l'axe. (Voir fig. V, 6, A.) Trois paires de bractées, dont deux paires, très épaissies, sont insérées sur cet axe. Une seule des bractées épaissies, la postérieure, est fertile et donne à son aisselle la production ovulifère; *c*, arille.

B. Podocarpées.

Dans le *Podocarpus chinensis* Wall. les inflorescences femelles naissent à l'aisselle de feuilles ordinaires; le rameau de l'inflorescence, grêle à la base, semble se dilater après sa première paire de bractées; cette apparente dilatation est due surtout à la croissance en épaisseur et à la coalescence des deux paires de bractées décussées qui suivent. L'axe s'éteint après la seconde paire de ces appendices accrus (Fig. IV, E, α ; et Fig. V, 6, A). Des deux dernières bractées, une seule, ordinairement, est fertile et à son aisselle se développe un ovule unitégumenté, de bonne heure pourvu d'un arille. L'ovule semble, au début, prendre naissance sur la base ventrale de la bractée elle-même et se montre semi renversé; mais sa région externe se développant de plus en plus, il ne tarde pas à s'incurver vers

l'axe d'inflorescence; lorsque le retournement est complet, l'accroissement intercalaire du pédoncule qui le porte, élève cette formation bien au-dessus de la bractée mère et l'en isole, en lui donnant une situation axillaire par rapport à ce dernier appendice.

Le développement de l'arille suit de très près celui du tégument. Il en résulte que, grâce à l'accroissement basilaire énorme de l'ovule, la région de commune insertion de ces deux organes se développe en produisant leur coalescence, et, à la maturité, les deux sacs sont soudés dans presque toute leur étendue. On pourrait considérer cette enveloppe extérieure comme un tégument et, de fait, rien dans le mode de développement ne s'oppose à cette interprétation; mais comme dans ce même groupe, on trouve d'autres genres dans lesquels une enveloppe analogue revêt plus tard un caractère nettement arillaire par la maturation, il est plus rationnel de ne pas faire une exception pour les *Podocarpus* et de considérer l'enveloppe extérieure de l'ovule comme un arille.

Le système vasculaire de l'inflorescence n'offre aucune particularité saillante jusqu'à la dernière paire de bractées. Ces appendices sont innervés comme des feuilles. Quant au système vasculaire nourricier de l'ovule, il consiste en deux faisceaux qui, reliés au système vasculaire de l'axe, à l'aisselle de la bractée, montent dans le pédoncule ovulaire et se recourbent au sommet pour s'épanouir en cellules spiralées après s'être divisés, durant leur trajet, en plusieurs branches. Ces faisceaux ont leurs trachées tournées en dehors, le liber regardant le nucelle (Van Tieghem) (Fig. V, 6 et 7).

L'inflorescence du *Podocarpus chinensis* Wall. peut être double par la fertilité des deux dernières bractées : ce cas est exceptionnel. La forme générale, ci-dessus décrite, se retrouve, en ses traits essentiels, chez deux des quatre sections qu'admettent dans ce genre les botanistes classificateurs. Quelques différences se manifestent seulement dans le nombre des bractées fertiles (*S. EUPODOCARPUS* et *S. NAGEIA*).

Les différences sont plus accentuées dans les deux autres sections (*S. STACHYCARPUS* et *S. DACRYCARPUS*).

Dans le *Podocarpus dacryoïdes*, qui appartient à la section *Dacrycarpus* (Fig. V, 3, 4), la dernière paire de bractées est charnue; une seule devient fertile. En outre, cette bractée, au lieu de rester rudimentaire, subit, avec le pédoncule ovulaire, une croissance intercalaire qui reporte son sommet organique à la hauteur du point de recourbement de l'ovule. Le système vasculaire de la bractée est donc aussi développé que celui du support ovulifère : il en diffère par une orientation inverse.

La section *STACHYCARPUS* est représentée par deux espèces dont l'une, le *Podocarpus spicata*, porte ses ovules renversés, implantés à l'aisselle de bractées courtes, disposées en un épi lâche sur un petit rameau modifié, né à l'aisselle d'une feuille verte (Fig. IV, C). Ce rameau semble donc représenter tout entier une inflorescence polyflorale qui se distingue des précédentes par la longueur des entre-nœuds séparant les bractées toutes fertiles dans ce cas.

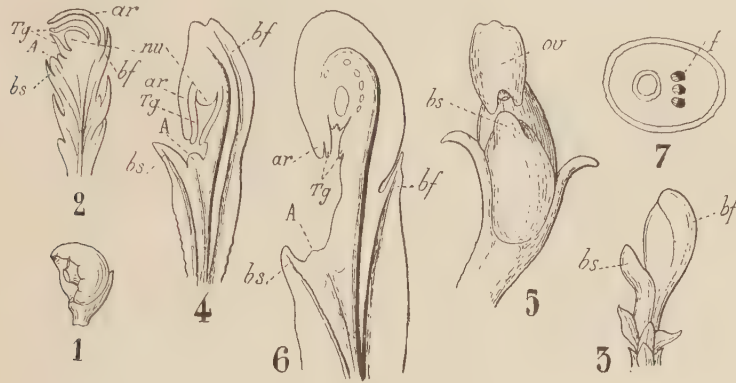


FIG. V.

1. — *Dacrydium cupressinum* Sol. Fleur femelle.
2. — La même fleur, en coupe optique. *A*, sommet végétatif du rameau feuillé; *nu*, nucelle terminant le rameau de second ordre né à l'aisselle de la bractée *bf*; *ar*, arille en forme de capuchon; *Tg*, tégument; *bs*, bractée stérile de l'axe *A*. (D'après Eichler.)
3. — *Podocarpus dacryoides* A. Rich. Fleur femelle; *bf*, bractée fertile très développée et soudée à la production ovulifère dans toute sa longueur; *bs*, bractée stérile opposée à *bf*.
4. — La même fleur, en coupe optique; mêmes lettres que ci-dessus; *A*, sommet végétatif de l'axe; *nu*, nucelle; *Tg*, tégument; *ar*, arille.
5. — La même fleur, vue de face. (D'après Eichler.)
6. — *Podocarpus chinensis*. Fleur femelle, en coupe longitudinale, de profil. *A*, sommet végétatif de l'axe de l'inflorescence femelle; *bs*, bractée stérile; *bf*, bractée fertile à l'aisselle de laquelle naît le pédoncule ovulifère; *ar*, arille; *Tg*, tégument. (D'après Strasburger.)
7. — « Id. » Coupe transversale de la fleur à la hauteur du sommet du nucelle; *f*, système vasculaire à trachées tournées vers l'extérieur.

Dans le reste de la tribu, l'ovule offre encore une tendance au renversement, mais sa liaison avec la bractée mère devient de plus en plus intime; il manifeste, en même temps, une tendance à devenir sessile et axillaire.

Chez le *Microcachrys tetragona* Hook. fil., l'ovule est inséré très près du sommet de la bractée et aux trois quarts renversé (Fig. VI, 5). Il se redresse, en s'insérant à un niveau moins élevé, dans le *Dacrydium Colensoi* (Fig. IV, B) et n'offre plus qu'une inversion très faible dans le *Dacrydium cupressinum* Sol. où il paraît tout à fait axillaire d'une bractée réduite (Fig. V, 1 et 2).

Dans toutes ces espèces, la présence de l'arille est constante et cet organe y revêt les caractères distinctifs de développement et de coloration qui affirment sa nature spéciale. C'est pour cette raison qu'il convient de

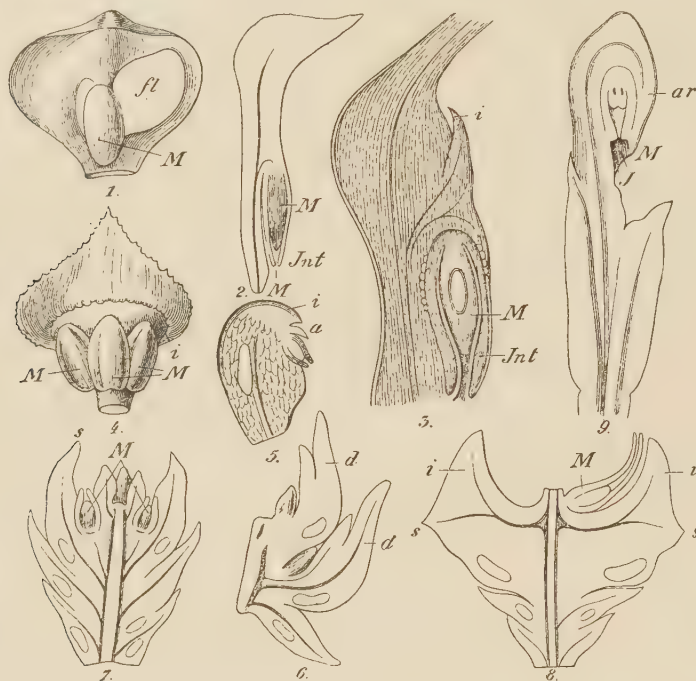


FIG. VI. (D'après Eichler, in « Engler et Prantl ».)

1. — *Agathis (Dammara) australis*. Ecaille séminifère, vue par sa face interne; *M*, graine unique médiane; *fl*, aile unilatérale provenant du tégument.
2. — « Id. », coupe longitudinale médiane; *Int*, tégument non soudé, en dessous, à l'écaille.
3. — *Araucaria excelsa*. Coupe longitudinale médiane; mêmes lettres; *i*, sommet libre de l'écaille ovulifère interne.
4. — *Cunninghamia sinensis*. Ecaille séminifère vue par sa face interne; mêmes lettres que ci-dessus.
5. — *Microcachrys tetragona*. Fleur femelle, en coupe longitudinale médiane; *i*, sommet de la bractée; *a*, arille en capuchon autour du tégument.
6. — *Cryptomeria japonica*. Coupe longitudinale médiane d'une portion de cône comprenant une écaille stérile inférieure et deux écailles fertiles supérieures. De ces dernières, l'inférieure seule montre son système vasculaire double; *d*, bractée mère.
7. — *Cupressus (Chamaecyparis) lawsoniana*. Jeune inflorescence au moment de la pollinisation; *M*, ovules tégumentés, axillaires des bractées.
8. — « Id. » à un stade plus avancé, après la fermeture des écailles; *s*, sommet de la bractée mère; *i*, sommet de l'écaille interne. Dans cette figure, il semble y avoir soudure des deux systèmes vasculaires de l'écaille et de la bractée : c'est le résultat de la projection schématique de ces deux systèmes sur un seul plan; ils sont en réalité distincts dès l'axe.

considérer comme un arille l'enveloppe externe de l'ovule des *Podocarpus*, car on observe, d'autre part, toutes les transitions entre ce dernier genre et les *Dacrydium*, en ce qui concerne les relations de l'ovule avec sa bractée mère.

La fleur femelle du *Dacrydium cupressinum* offre, par son ovule presque dressé et sessile à l'aisselle de sa bractée, une transition remarquable vers les Taxées par les *Phyllocladus*, où l'ovule est dressé et sessile à l'aisselle d'une bractée très épaissie (Fig. IV, A). C'est sans doute pour cette raison que Strasburger décrit les *Phyllocladus* avec les Podocarpées; nous croyons cependant avec Eichler (1) qu'il doit être compris dans les Taxées, où l'ovule ne manifeste aucune tendance au retournement.

Eichler regarde le pédondule ovulaire, soit en partie libre (*Podocarpus*), soit soudé à la bractée (*Dacrydium*, *Microcachrys*), comme une dépendance de la bractée elle-même, en se fondant sur une liaison du système vasculaire des deux organes superposés. Strasburger et Van Tieghem n'admettent pas cette liaison et regardent les faisceaux à orientation inverse comme dérivés de l'axe. L'accord de ces deux auteurs cesse toutefois pour l'interprétation de l'organe lui-même que le premier considère comme entièrement axile et le second comme foliaire. Quant à l'assertion de Eichler en ce qui touche les relations vasculaires des deux organes, elle doit être acceptée avec d'autant plus de réserve que dans d'autres cas (Abiétinées) cet auteur a admis, entre le système vasculaire de l'écaille ovulifère et celui de la bractée axillante, une dépendance mutuelle qui est absolument contraire à la réalité des faits observés (2).

2. — PINOÏDÉES

A. Cupressinées.

Les inflorescences femelles du *Biota orientalis* apparaissent au sommet de petits rameaux latéraux, sous la forme de quelques verticilles successifs de feuilles écailleuses modifiées qui se distinguent, tout d'abord, par leur couleur plus claire. On observe, dès la base de l'inflorescence, tous les points de passage des feuilles ordinaires aux bractées fertiles qui, dans l'espèce considérée, sont habituellement au nombre de quatre, en deux verticilles superposés. Une dernière paire de bractées stériles termine l'inflorescence; elle complète la fermeture des loges séminales lors de l'occlusion du strobile, après la pollinisation. Des deux paires de bractées fertiles, l'inférieure donne deux ovules par bractées, la supérieure, un seul

1. In « Engler et Prantl », 1887.

2. Van Tieghem (1869), Strasburger (1872), Radais (Anatomie comparée du fruit des Conifères. — Thèse 1894).

ovule médian. Les ovules naissent, à la base de la bractée, sur un gonflement axillaire de cette dernière, sous la forme de petits mamelons bientôt tégmentés. Ils conservent, en se développant, leur situation dressée et, à leur complet développement, ressemblent à de petites amphores aplaties à ouverture irrégulièrement bi-labée. Au printemps, pendant la pollinisation, les bractées s'accroissent en épaisseur par suite du développement prédominant du gonflement axillaire qui porte les ovules. Il en résulte une dilatation apicale des appendices qui, s'appliquant intimement par leurs bords, enferment les ovules pollinisés dans des logettes closes (Fig. VII, 1 et 2).

Le système vasculaire des appendices du strobile consiste, pour chaque écaille stérile de la base, en un simple faisceau, orienté comme celui d'une feuille; les écailles fertiles possèdent de même ce faisceau foliaire qui représente le système vasculaire de la bractée (Fig. VII, 2, *f b*); mais, en outre, deux faisceaux, sortant du cercle vasculaire de l'axe au-dessus du foliaire, se ramifient dans l'épaisse protubérance axillaire qui porte les ovules et fait corps avec la bractée mère. Ces deux faisceaux sortant du rachis avec leurs trachées en regard, comme pour innerver un rameau, tournent leurs trachées vers l'extérieur en pénétrant dans l'écaille et se divisent en sept ou huit branches, orientées de la même façon. (Fig. VII, 3 à 7.) Ce système passe sous les ovules qui s'y relient par quelques cellules spiralées.

Il en est ainsi pour chaque écaille fertile et même pour les écailles stériles apicales dont l'épaississement a seulement pour but de concourir à l'occlusion du strobile (6, 7, *E₃*.) Tous ces organes sont donc formés de deux parties, coalescentes quant au parenchyme, mais vasculairement distinctes dès l'axe. Leur distinction extérieure n'est manifeste qu'au sommet, où un mucron terminal représente le sommet organique de la bractée mère originelle. Le faisceau inférieur médian, indivis, qui se termine dans ce mucron, représente seul le système vasculaire de cette bractée qui est ainsi innervée à la manière d'une feuille végétative ordinaire. L'excroissance interne qui porte les ovules et dont la formation est postérieure à la différenciation de la bractée mère, représente, par l'origine et la situation de son système vasculaire une production axile, au moins à la base. La division des faisceaux et leur disposition en un plan dans la région supérieure ne représentent pas la disposition accoutumée du système vasculaire d'un axe.

Comme nous retrouverons cette production axillaire caractéristique dans tout le groupe des Pinoïdées, nous discuterons seulement plus loin

les différentes interprétations qui ont été proposées pour en expliquer la nature morphologique.

Les *Thuja* se comportent comme les *Biota* pour la structure essentielle

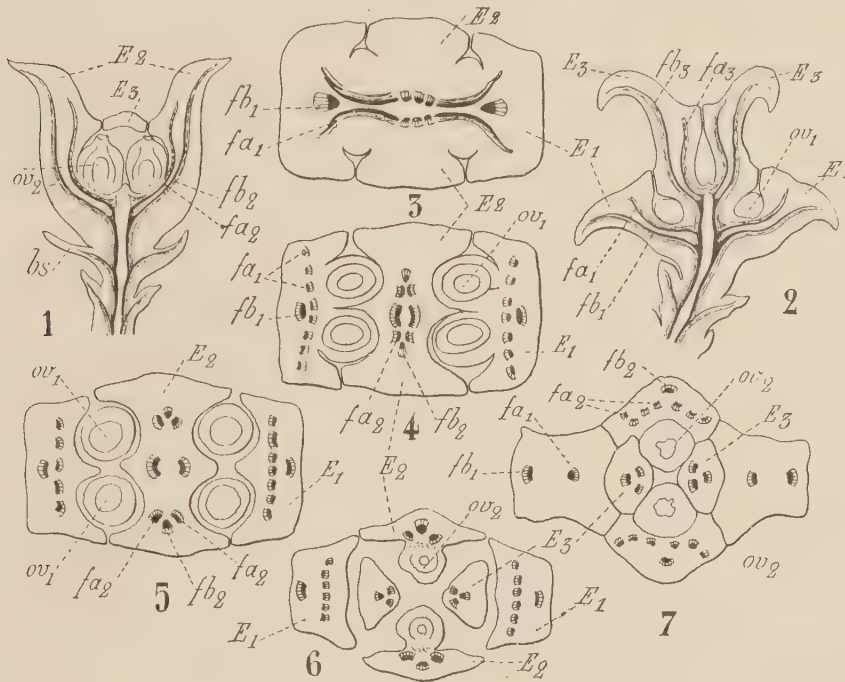


FIG. VII. (D'après Strasburger.)

- Biota orientalis*. — Inflorescence femelle après la pollinisation. (D'après Strasburger).
 Les indices 1, 2, 3, placés après les lettres indiquent l'ordre des paires d'écaillés auxquelles appartient l'organe désigné; *E*, écaille double (bractée mère et son produit axillaire); *bs*, bractée stérile de la base du cône; *fb*, faisceau de la bractée mère, toujours indivis (Strasburger); *fa*, faisceaux du produit axillaire de la bractée mère; *ov*, ovule.
 1. — Coupe longitudinale suivant le plan de symétrie de la paire supérieure d'écaillés fertiles *E*₂. Gr. 3 D.
 2. — « Id. » suivant le plan perpendiculaire au précédent, c'est-à-dire le plan de symétrie de la paire inférieure fertile *E*₁ et de la paire supérieure stérile *E*₃. Gr. 3 D.
 3 à 7. — Coupes transversales de l'inflorescence à différents niveaux, de la base au sommet. Gr. 5 D.

de l'inflorescence femelle. Les ovules se montrent seulement plus fortement ailés à l'époque de la pollinisation : c'est le début des ailes latérales nées aux dépens du tégument et servant plus tard à la dissémination de la graine. C'est encore à ce type d'inflorescence femelle qu'il faut rattacher les *Libocedrus* et les *Thuyopsis*.

Les *Callitris*, *Actinostrobus* et *Fitzroya* se relient aux genres pré-

cédents par leurs ovules dressés et axillaires des écailles; ils s'en distinguent par un raccourcissement considérable de l'axe d'inflorescence, les verticilles successifs d'écailles fertiles paraissant insérés à la même hauteur. Les ovules sont dressés à la base des écailles, autour d'un torus terminal qui représente le sommet de l'axe d'inflorescence. C'est par une application valvaire des appendices écailleux que se produit l'occlusion du strobile, après la pollinisation.

Ces appendices écailleux offrent d'ailleurs, comme dans les genres précédents, une structure double manifestée par la distinction, dès l'axe, des deux systèmes vasculaires de la bractée mère et de sa production axillaire.

Chez les *Juniperus virginiana* L., *J. sabina* L., l'inflorescence femelle comprend deux paires de bractées décussées dont l'inférieure est fertile. Deux ovules prennent naissance à l'aisselle de chaque bractée (Fig. IX, A) sur un renflement qui se développe ensuite en une écaille interne, comme dans les genres précédents. Toutefois, ici, la soudure des écailles avec leurs bractées mères se complique de la condescence de tous ces organes entre eux, de sorte que l'occlusion du strobile, après la pollinisation, est réalisée par la formation d'une pseudo-baie dans laquelle un ou deux ovules seulement se développent en graine.

C'est à un avortement semblable, mais beaucoup plus précoce, qu'est due la disposition offerte, dès le jeune âge, par l'inflorescence femelle du *Juniperus communis* L. Là encore, un seul verticille se montre fertile; ce verticille est ternaire et, au moment de la pollinisation, on observe trois ovules dressés (Fig. VII, 5) qui semblent alterner avec les bractées elles-mêmes. Cette disposition avait même conduit le plus grand nombre des botanistes à voir dans ces trois ovules un verticille de feuilles métamorphosées. Strasburger (1872) a montré qu'il naît en réalité deux ovules par bractées, mais que l'avortement constant de l'un d'eux rend son congénère unilatéral, par rapport à sa bractée mère (Fig. IX, B). Il en est de même chez les *Juniperus oxycedrus* et *rigida*.

Chez tous les *Juniperus* se développe, sous les ovules, une écaille interne soudée à la bractée mère et offrant, comme l'organe analogue des genres précédents, un système de faisceaux à trachées extérieures (Fig. VIII, 6). Peu développée chez le *J. communis*, où ces faisceaux s'arrêtent à mi-hauteur de la bractée mère, elle dépasse au contraire ce dernier organe dans les *J. drupacea*, *Sabina*, *virginiana*, etc.

C'est au type général d'inflorescence qui caractérise les genres précédemment décrits que se rapporte celui des *Cupressus* et des *Chamaecyparis*. Il en diffère seulement par le plus grand nombre des écailles fertiles et des ovules eux-mêmes ; et comme, d'autre part, l'augmentation du nombre des appendices n'est pas accompagné d'un allongement proportionnel de l'axe d'inflorescence, les écailles sont implantées presque per-

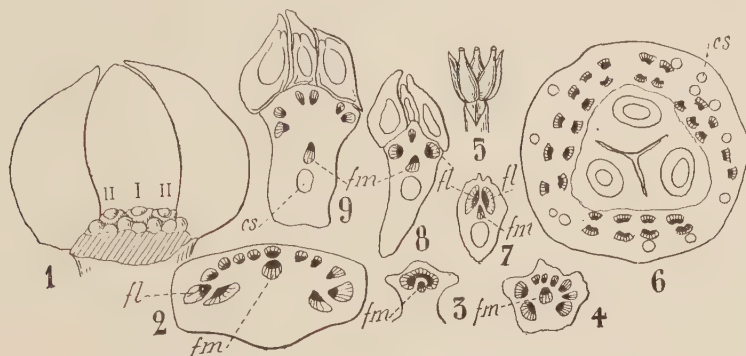


FIG. VIII. (D'après Strasburger.)

1. — *Cupressus funebris*. Inflorescence jeune montrant l'ordre de développement des ovules. Gr. 20 D.
2. — *Chamaecyparis Lawsoniana*. Coupe transversale de l'écaïlle double; *fm*, faisceau de la bractée mère, enveloppé par le demi-cercle des faisceaux de la production axillaire dérivés de deux faisceaux latéraux originels *fl*. Gr. 5 D.
3. — *Resinospora (Chamaecyparis) pisifera*. Mêmes relations que ci-dessus, avant la division des faisceaux latéraux qui sont ici confluent à la partie supérieure. Gr. 8 D.
4. — « Id. », après la division des faisceaux latéraux. Le système vasculaire qui en dérive enveloppe presque complètement le faisceau inférieur médian *fm*, qui représente seul le système vasculaire de la bractée. Gr. 8 D.
5. — *Juniperus communis*. Inflorescence jeune au moment de la pollinisation. Les trois ovules semblent alterner avec les bractées à l'aisselle desquelles ils sont nés.
6. — « Id. » Coupe transversale de la pseudo-baie après l'occlusion des écailles. Un système de faisceaux supérieurs (ou internes), à trachées inférieures (ou externes), représente une production axillaire dont la conrescence parenchymateuse avec la bractée mère est très intime. Gr. 8 D.
7. — *Cryptomeria japonica*. Coupe transversale de l'écaïlle double, à la base. *fm*, faisceau de la bractée mère; *fl*, faisceaux de la production axillaire. Gr. 5 D.
- 8 et 9. — « Id. » Coupes transversales vers le niveau d'insertion des ovules; division des faisceaux latéraux *fl*.

pendiculairement, de sorte que les dilatations apicales, qui forment les logettes après la pollinisation, prennent une forme peltée très caractéristique.

De cette forme dérive une disposition de l'appareil vasculaire qui diffère, au moins en apparence, de celle qu'on observe dans les genres précédents. Le système vasculaire supérieur, au lieu de s'étaler en une lame comme chez les *Thuja*, *Biota*, etc., s'incurve vers l'extérieur en une gouttière presque fermée qui innerve la périphérie de l'organe double.

Quant au faisceau de la bractée mère, il reste simple (*Chamæcyparis*) ou ne subit que quelques divisions insignifiantes au sommet (*Cupressus*, d'après Strasburger); il se trouve situé, dans tous les cas, au-dessus du plan horizontal qui comprend les faisceaux latéraux du système vasculaire supérieur (Fig. VIII, 2, 3, 4).

C'est chez les *Cupressus* que le nombre des ovules insérés sur chaque écaille atteint son maximum. Développés successivement en une sorte de cyme centrifuge, ils s'insèrent sur l'écaille à une assez grande hauteur (Fig. VII, 1). Moins nombreux, chez les *Chamæcyparis*, ils se réduisent même au nombre constant de deux par écaille chez certaines espèces du genre.

En résumé, l'inflorescence femelle des Cupressinées nous apparaît comme formée d'ovules unitégumentés, nés sur des excroissances axillaires de bractées qui continuent, au sommet d'un rameau végétatif, la série normale des feuilles ordinaires.

Le nombre des ovules est variable dans la tribu, le genre et l'espèce; il varie même dans une inflorescence, selon l'appendice considéré. Réduits à un ou deux par écaille chez les *Thuya*, *Biota*, etc., ils sont au contraire fort nombreux dans les *Cupressus*. Les autres genres sont intermédiaires quant au nombre des ovules.

Ces organes sont librement exposés à l'air jusqu'à la pollinisation. Ils sont ensuite inclus en un strobile qui se forme par l'accroissement du mamelon axillaire qui les porte. Cet accroissement, qui commence à se manifester pendant la pollinisation, est unilatéral et se localise dans la région externe, par rapport à l'axe primaire d'inflorescence (Strasburger).

Sauf chez les Actinostrobées (Eichler) et les Junipérinées (Eichler), la bractée ne joue qu'un rôle effacé dans l'occlusion du cône et se réduit à un accroissement longitudinal par coalescence avec le produit axillaire. Ce dernier se développe au contraire en longueur et en largeur, dépassant à droite et à gauche la bractée (*Biota*, *Thuya*, *Libocedrus*, etc.) ou même l'enveloppant en une gouttière plus ou moins fermée vers le bas (*Cupressus*, *Chamæcyparis*).

Enfin, la disposition verticillée des appendices de l'inflorescence femelle des Cupressinées achève de caractériser ce groupe et le distingue des autres Pinoïdées, où la disposition spiralée préside à la constitution du strobile.

B. Taxodinéés (1).

Chez le *Cryptomeria japonica*, l'inflorescence femelle jeune comprend des bractées représentant des feuilles végétatives modifiées et disposées, comme ces dernières, en spirale, à l'extrémité d'un petit rameau feuillé. De même que chez les *Thuya*, *Biota*, etc., les bractées moyennes de l'inflorescence sont seules fertiles; les bractées de la base et du sommet restent stériles.

A l'aisselle de chaque bractée fertile, sur un gonflement axillaire d'abord faible, naissent les ovules, en nombre variable (3 à 5), selon l'appendice considéré. Ils sont dressés, comme chez les Cupressinées, et

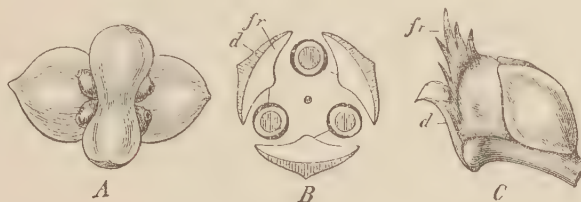


FIG. IX. (D'après Eichler.)

- A. — *Sabina officinalis*, inflorescence ♀. Une paire d'écailles fertiles dont chacune porte deux ovules; la paire supérieure stérile.
 B. — *Juniperus communis*; diagramme d'inflorescence ♀; *d*, bractée mère; *fr*, écaille ovulifère soudée avec elle. Un seul des deux ovules nés à l'aisselle de chaque écaille se développe, d'où 3 ovules au lieu de 6.
 C. — *Cryptomeria japonica*; *d*, bractée mère saillante en un large mucron inférieur; *fr*, écaille dont la partie supérieure libre est découpée en segments.

gardent cette situation jusqu'à leur complet développement. L'orifice micropylaire est bi-labié.

Après la pollinisation, les ovules sont inclus à l'intérieur d'un strobile formé surtout par le développement du produit axillaire de la bractée. Ici toutefois, la distinction externe des deux organes est rendue bien apparente par le grand développement de leur sommet qui apparaît, pour la bractée, comme une languette aplatie (Fig. IX, *c*, *d*) et, pour le produit axillaire, comme une saillie supérieure découpée en segments libres (*fr*).

Le système vasculaire confirme, par sa disposition, la duplicité de l'organe écailleux. Un faisceau inférieur médian représente le système

1. C'est en se fondant sur des caractères floraux externes que Eichler, dans sa dernière Classification des Conifères (1887), range parmi les Taxodinéés le genre *Cunninghamia*, relié par beaucoup d'autres auteurs aux Araucariées. — Nous avons montré (1894), que l'anatomie du fruit tend à justifier l'opinion de Eichler et rapproche le *Cunninghamia* des *Athrotaxis*.

vasculaire de la bractée mère (Fig. VIII, 7, *fm*). Deux faisceaux latéraux (*fl*), distincts du premier dès leur origine sur l'axe, constituent le système vasculaire du produit axillaire ; la distinction se continue jusqu'au sommet, le faisceau inférieur médian restant simple, les faisceaux latéraux se divisant pour donner une gouttière enveloppante, comparable à celle qui a été décrite chez certaines Cupressinées.

C'est à une structure analogue que se rapporte l'inflorescence femelle des *Taxodium*, mais avec une réduction du système vasculaire des écailles ovulifères. Déjà notable dans le *T. heterophyllum* Brgn. (*Glyptostrobus heterophyllus* Endl.), où les segments terminaux de l'écaille interne se réduisent eux-mêmes à de petits mucrons, la réduction du système vasculaire supérieur atteint son maximum chez le *T. distichum* Rich., où les deux faisceaux originels se divisent à peine. Dans cette espèce, les segments terminaux de l'écaille sont réduits à des tubercules peu saillants.

Les *Sequoia* se distinguent des genres précédents par un plus grand développement basilaire du gonflement axillaire qui donne naissance aux ovules. Le point d'insertion de ces derniers se trouvant reporté plus haut, il se produit une légère inversion qui donne à l'orifice micropylaire une direction semi-oblique par rapport à l'axe : les ovules sont semi-renversés. Après la pollinisation, la croissance basilaire de l'écaille ovulifère et de la bractée sous-jacente continuant, les ovules deviennent tout à fait renversés.

Chez les *Sequoia*, comme chez le *Cryptomeria*, le système vasculaire de l'écaille ovulifère est prédominant et tend à entourer celui de la bractée, réduit à un seul faisceau inférieur médian. Ce double système est d'ailleurs beaucoup plus développé que dans les genres précédemment étudiés. Quant au nombre des ovules, il est aussi plus considérable et varie avec la largeur des écailles du strobile (3 à 5 chez le *S. sempervirens* Endl. ; 3 à 7 chez le *S. gigantea* Endl.)

Les *Athrotaxis* (Don) et le *Cunninghamia* R. Br., se rattachent au genre précédent par la situation renversée des ovules, mais ici, le renversement est congénital, surtout pour le *Cunninghamia*. Une autre différence intervient, portant sur le développement relatif de la bractée mère et de son produit axillaire. Déjà réduit, chez les *Athrotaxis*, à un renflement parenchymateux dans lequel les faisceaux, très grêles, s'arrêtent au niveau d'insertion des ovules, le produit axillaire atteint son minimum de déve-

loppement chez le *Cunninghamia*, où le système vasculaire supérieur est encore plus réduit et le renflement axillaire représenté par un mince coussinet lobé qui dépasse à peine le niveau d'insertion des ovules (Fig. VI, 4, i').

Dans ces deux genres, la jonction d'occlusion du strobile, après la pollinisation, semble donc dévolue principalement à l'organe foliaire primitif, qui prend un développement parenchymateux et vasculaire en rapport avec ce rôle. Il faut ajouter que la distinction originelle entre le système vasculaire de l'écaille ovulifère et celui de la bractée mère tend à s'effacer. Si, chez les *Athrotaxis*, on constate encore une certaine liaison entre le système vasculaire supérieur et le cercle vasculaire de l'axe, cette liaison est fort douteuse chez le *Cunninghamia*, où le système supérieur réduit semble surtout en relation avec celui de la feuille mère.

En résumé, l'inflorescence femelle des Taxodinéés est constituée par des ovules unitégumentés, nés sur des excroissances axillaires de bractées subapicales d'un rameau végétatif dont ces bractées conservent la disposition phyllotaxique. Cette disposition est spiralée : elle était verticillée chez les Cupressinées. Insérés à la base des écailles et dressés chez les *Cryptomeria*, *Taxodium*, ils sont insérés plus haut et renversés chez les *Athrotaxis* et le *Cunninghamia*; les *Sequoia* sont intermédiaires, avec des ovules semi-renversés dans le jeune âge et plus tard renversés.

Comme chez les Cupressinées, l'occlusion du strobile, après la pollinisation, est le résultat de l'accroissement apical des appendices : dans le plus grand nombre des genres, c'est surtout au développement du produit axillaire qu'est due cette occlusion ; chez les *Athrotaxis* l'écaille ovulifère et la bractée y concourent pour une part égale ; cette part devient prédominante pour ce dernier organe dans le *Cunninghamia*.

C. *Sciadopityées* (1).

L'inflorescence femelle du *Sciadopitys verticillata* Sieb. et Zucc. comprend l'ensemble des appendices d'un rameau né à l'aisselle d'une feuille ou d'une bractée qui en est l'équivalent morphologique. Elle n'est pas, comme chez les Pinoïdées jusqu'ici étudiées, une simple sommité d'un

1. Ce groupe, créé en 1872 par Strasburger, pour un seul genre et une seule espèce, adopté en 1875 par Eichler (Blüthendiagram), puis rejeté par ce dernier auteur qui, en 1887 (Engler et Prantl), inclut le *Sciadopitys* dans les Taxodinéés, a été définitivement établi par nos recherches sur l'Anatomie comparée du fruit des Conifères (1894).

rameau portant des feuilles vertes. Le caractère sexuel est exclusif pour l'axe d'inflorescence, de la base au sommet. En d'autres termes, l'inflorescence n'est pas terminale ; elle est tout entière axillaire. Nous verrons qu'il en est de même chez les Abiétinées.

La structure des ovules adultes, leur mode d'insertion et leur situation renversée, sont les mêmes que chez les *Sequoia*. Une autre similitude apparaît dans la soudure de l'écaille ovulifère avec la bractée mère. Mais déjà, le développement de l'écaille au-dessus du sommet de cette bractée manifeste une prédominance plus grande que dans les groupes précédents.

Le système vasculaire offre aussi des particularités importantes. Celui de la bractée, formé d'un faisceau unique, est, dès son origine sur l'axe, entièrement distinct du système de l'écaille ovulifère qui, au-dessus du premier, se relie à l'axe par deux puissants faisceaux supérieurs, à trachées en regard. Ce sont ces faisceaux qui, par leur division, donnent, dans l'écaille ovulifère, une lame vasculaire ramifiée à laquelle se relient les ovules. Cette liaison constituée, dans tous les genres précédents, par quelques cellules spiralées (manquant même quelquefois) consiste, chez le *Sciadopitys*, en un faisceau vasculaire très net qui, partant de la chalaze de l'ovule, rejoint l'un des faisceaux de l'écaille ovulifère bien au-dessus de la chalaze elle-même.

Dans toutes les Abiétinées, on trouve de même un faisceau très net pour relier l'ovule au système vasculaire de l'écaille. C'est donc une particularité commune à ce groupe et au *Sciadopitys* ; mais une différence intervient quant au mode de liaison lui-même, le faisceau ovulaire des Abiétinées s'insérant sur le système vasculaire de l'écaille bien au-dessous du niveau de la chalaze. Que l'on voie dans cette différence de niveau le résultat d'un accroissement intercalaire diversement localisé dans les deux cas, ou que l'on admette une véritable différence congénitale (1), il n'en est pas moins vrai que la constance de cette disposition dans les deux groupes justifie l'autonomie de celui que constitue à lui seul le genre *Sciadopitys*.

D. Abiétinées.

Ce groupe, tel qu'il est compris dans les classifications de Bentham et Hooker (1883) et de Eichler (1887), offre dans la structure de l'inflorescence femelle une grande homogénéité.

1. Nous n'avons pu, faute d'échantillons très jeunes, étudier, chez le *Sciadopitys*, le développement du faisceau ovulaire. Nous nous proposons de revenir ultérieurement sur cette question.

De même que chez le *Sciadopitys*, l'inflorescence est tout entière axillaire. C'est un rameau à croissance limitée, couvert de bractées toutes fertiles (1), sauf celles de la base.

Le produit qui prend naissance à leur aisselle revêt des caractères qui le distinguent d'un rameau ordinaire. Ce produit axillaire est, en tous points, comparable à celui qui, dans les groupes précédents, porte les ovules; il joue d'ailleurs le même rôle, avec cette particularité que le nombre de ces ovules, qui jusqu'ici se montrait à peine constant pour l'espèce, revêt dans toutes les Abiétinées une fixité remarquable. Ce seul caractère suffirait pour justifier l'autonomie du groupe.

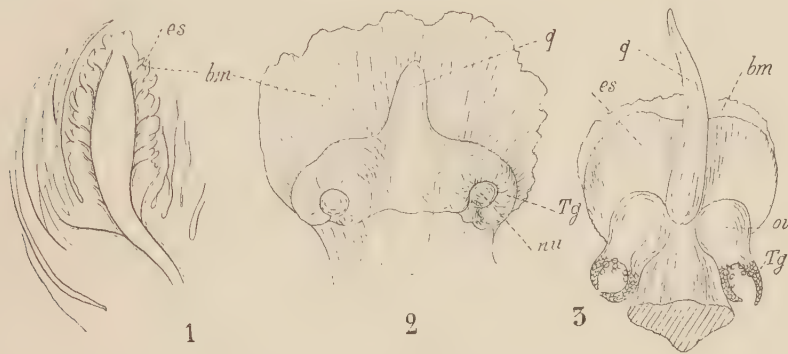


FIG. X. (D'après Strasburger.)

Pinus Pumilio. Développement de la fleur femelle. (D'après Strasburger.)

1. — Jeune inflorescence femelle en coupe longitudinale médiane. Les écailles ovulifères *es* commencent à apparaître; *bm*, bractée mère. Gr. 8 D.
2. — Une bractée mère et son écaille naissante vues par la face interne; *q*, quille ou stylet médian représentant le sommet végétatif de l'écaille ovulifère; *nu*, nucelle; *Tg*, tégument. Gr. 40 D.
3. — Stade plus avancé; époque de la pollinisation; *es*, écaille ovulifère presque aussi développée que la bractée sous-jacente *bm*; *ov*, ovule; *Tg*, tégument bilabié au sommet de l'ovule : des grains de pollen adhérent aux parois. Gr. 5 D.

La description d'une seule espèce suffira pour fixer le type général.

Dans le *Pinus Pumilio*, à l'automne qui précède la pollinisation vernale, l'inflorescence naît à l'aisselle d'une feuille écailleuse, à la place de l'un des rameaux du verticille de l'année. Au-dessus des bractées stériles de la base, l'axe se renfle en olive. Il est couvert de petites bractées disposées en spirale. Au printemps, de faibles éminences axillaires (Fig. X, 1, *es*) apparaissent à l'aisselle des bractées.

C'est sur ces éminences que naissent les ovules. Ils se montrent au

1. Nous entendons ici par bractée fertile une bractée à l'aisselle de laquelle prend naissance un rameau, toute idée de sexualité mise à part.

nombre de deux, de part et d'autre du plan vertical médian de l'appendice, sous la forme de petits mamelons bientôt entourés chacun d'un bourrelet.

Le mamelon est l'origine du nucelle, le bourrelet, celle du tégument. La croissance de ce dernier est tout d'abord marquée par une prédominance des bords transversaux, plus accusée pour celui qui se trouve le plus rapproché de la ligne médiane de l'écaille. D'abord presque verticaux, les ovules ne tardent pas à s'innervent vers l'axe par suite d'un plus fort développement du support du côté contigu à la bractée (Fig. X, 2). Entre les deux, une éminence conique semble représenter le sommet végétatif de la production axillaire.

La croissance de l'écaille continue, localisée à sa région postérieure et, à l'époque de la pollinisation, elle atteint en dimension la bractée sous-jacente (Fig. X, 3). L'éminence médiane (*g*) semble alors rejetée sur la face interne par ce développement unilatéral de l'organe. En même temps que l'ovule s'accroît par sa partie postérieure le tégument bilabié se développe en deux longs prolongements qui servent à recevoir le pollen (Fig. X, 3, *Tg*).

Après la pollinisation, la croissance des écailles ovulifères continue; elles s'imbriquent fortement entre elles et l'occlusion du strobile s'accroît par une dilatation apicale de ces organes. La bractée mère reste rudimentaire, soudée à la région basilaire de l'écaille jusqu'au niveau de la chalaze des ovules environ. Une semblable coalescence fait adhérer l'ovule à son support dans presque toute sa longueur et c'est aux dépens de l'écaille que se forme en arrière de l'ovule une aile mince comprenant l'épiderme et quelques assises de cellules sous-jacentes. Cette aile, détachée de l'écaille avec la graine, servira à sa dissémination. C'est là une formation toute spéciale aux Abiétinées : partout ailleurs où la graine est ailée, l'appendice se forme aux dépens du tégument.

Le système vasculaire comprend à l'origine sur l'axe, pour chaque écaille et sa bractée axillante, un faisceau inférieur médian qui entre dans ce dernier organe comme dans une feuille et deux faisceaux supérieurs, à trachées en regard, dont l'un donne, presque immédiatement, un faisceau supérieur médian qui porte à trois le nombre des faisceaux à leur entrée dans l'écaille. Ces trois faisceaux forment un arc qui, plus loin, s'étale en se divisant, les trachées des branches filles tournant toujours leurs trachées vers la bractée mère. Lorsque les ovules sont différenciés, ils reçoivent chacun un faisceau grêle dont le niveau de jonction avec le faisceau de l'écaille est situé toujours plus bas que la chalaze.

C'est à ce type général que l'on peut rapporter toutes les inflores-

cences femelles des Abiétinées ; les principales différences interviennent surtout dans la maturation de la graine : nous n'avons pas à en tenir compte.

En résumé, l'inflorescence femelle des Abiétinées est constituée par des ovules unitégumentés, insérés par paires sur les productions axillaires des bractées d'un rameau spécial. Ces bractées sont insérées en spirale. Les ovules sont toujours renversés et soudés dans toute leur longueur avec l'écaille ovulifère.

De même que dans les autres groupes des Pinoïdées, il y a toujours coalescence entre la bractée mère et l'écaille ovulifère ; mais, chez les Abiétinées, cette coalescence est seulement basilaire et ne dépasse jamais le niveau d'insertion vasculaire des ovules. La bractée mère reste toujours

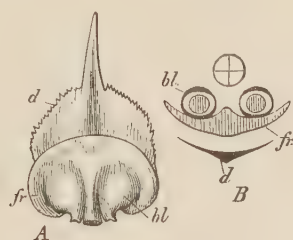


FIG. XI. (D'après Eichler.)

- A. — Bractée mère et écaille ovulifère de *Pinus Laricio*, vues par la face interne. *d*, bractée mère ; *fr*, écaille ovulifère ; *bl*, ovule.
B. — Diagramme ; mêmes lettres.

peu développée, comparativement à l'écaille qui forme, au dessus des ovules, une large lame foliacée, plus ou moins épaissie, servant seule à l'occlusion du cône après la pollinisation.

Le système vasculaire de l'écaille et celui de la bractée sont entièrement distincts dès leur origine sur l'axe. Lorsqu'il se produit une coalescence, elle est le résultat d'une croissance ultérieure des faisceaux.

E. Araucariées.

Nous comprenons sous ce titre les deux seuls genres *Dammara* et *Araucaria*. C'est la classification récemment admise par Eichler (1887). Benthams et Hooker (1883) y adjoignent le *Cunninghamia* et le *Sciadopitys*. Nous avons vu que ce dernier genre doit former un groupe distinct et que le *Cunninghamia*, par son intime parenté avec les *Athrotaxis*, se rattache aux Taxodinéés.

Chez le *Dammara australis* Lamb., l'inflorescence femelle est terminale; elle comprend de nombreuses bractées insérées en spirale sur un axe ovoïde. L'ovule, unique pour chaque bractée, apparaît à la base de l'organe, comme une éminence autour de laquelle s'élève un tégument bilabié. L'orifice micropylaire est, de bonne heure, dirigé vers l'axe du cône et la bractée s'accroît ainsi que l'ovule qui, au moment de la pollinisation, est nettement renversé, inséré à une certaine hauteur sur l'appendice et libre sur presque toute sa longueur (Fig. VI, 1 et 2). Le tégument s'accroît, à la partie postérieure, en une aile unilatérale dont le sens d'insertion sur l'ovule varie avec le sens de la spire génératrice des écailles.

Le système vasculaire consiste en un faisceau grêle qui, sortant de l'axe comme un foliaire, pénètre dans la bractée et s'y ramifie en un plan horizontal.

A peu de distance de l'insertion ovulifère, un des faisceaux médians émet une petite branche qui, se tordant sur elle-même de 180°, tourne ses trachées vers celles du faisceau et donne elle-même, par bifurcation, quelques branches grêles dont les unes, médianes, se terminent en cellules spirales à la base de l'ovule et les autres, latérales, s'éteignent un peu plus haut dans l'écaille.

Ces quelques faisceaux représentent seuls le système vasculaire supérieur qui, dans les genres précédemment étudiés, innervent l'écaille ovulifère axillaire de la bractée. Mais on ne peut ici invoquer aucune relation, même indirecte, avec le système vasculaire de l'axe. Le faisceau grêle, foliaire, qui est l'origine de tout le système, ne permet pas même l'hypothèse d'une longue coalescence.

La même structure se retrouve, à quelques différences près, chez les *Araucaria*.

Dans l'*Araucaria excelsa*, dont la disposition générale d'inflorescence est la même que chez les *Dammara*, l'ovule unique, produit par chaque écaille, se montre, de même, unitégumenté et renversé. De plus, il est soudé, dans toute sa longueur, avec son support; la coalescence est assez intime pour que, sur une coupe transversale, on ne puisse distinguer avec certitude les portions qui appartiennent à l'ovule ou à son support (Fig. XII).

Comme chez le *Dammara*, le système vasculaire sort de l'axe comme un faisceau foliaire simple et grêle. Dans l'écorce, il grossit puis se divise et donne une branche qui se tord de 180° et dispose ses trachées en regard de celles du faisceau mère.

Plus loin, ce dernier se divise de nouveau et donne, à droite et à gauche, des segments latéraux qui détachent eux-mêmes plus loin des branches filles de plus en plus nombreuses. On peut voir ainsi sur une coupe transversale de l'organe, une sorte d'ellipse de faisceaux dont les uns ont leurs trachées tournées vers le haut et les autres une orientation inverse. Tous dérivent de la division d'un faisceau foliaire primitif. Du système des faisceaux à trachées inférieures, les uns médians, se terminent à la base de l'ovule; les autres, latéraux, continuent leur course et pénètrent dans un appendice écailleux qui s'isole à la partie supérieure de la bractée, un peu au-delà de la base de l'ovule. Cette espèce de ligule représenterait, d'après

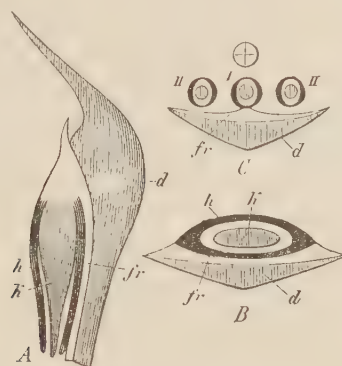


FIG. XII. (D'après Eichler.)

Écaille ovulifère de l'*Araucaria imbricata*.

- A. — Coupe longitudinale schématique; *d*, bractée; *fr*, écaille ovulifère; *h*, tégument; *k*, nucelle.
- B. — Diagramme floral de l'*Araucaria imbricata*; mêmes lettres.
- C. — Diagramme floral du *Cunninghamia sinensis*; *d*, bractée mère; *fr*, écaille ovulifère; *I*, ovule médian, premier né; *II*, *II'*, ovules latéraux, nés ensuite.

plusieurs auteurs (Dickson, Strasburger, etc.), l'extrémité d'une écaille ovulifère interne (Fig. XII, *A* et *B*). Il faut pourtant remarquer que la disposition du système vasculaire ne permet pas d'assimiler complètement cette production à l'écaille ovulifère des autres *Pinoïdées*.

L'*Araucaria excelsa* représente le type floral du genre dans la section *EUTACTA*. Les espèces de la section *COLYMBOEAE* diffèrent peu. L'appendice liguliforme qui surmonte l'ovule offre seulement une plus grande réduction : c'est un mucron à peine saillant. Le système supérieur de faisceaux, à trachées inférieures (ou externes), se montre aussi moins développé et dérive du système inférieur, à un niveau encore plus éloigné de l'axe que chez les espèces de la section *EUTACTA*. Ajoutons que, chez ces dernières, l'appendice ovulifère se munit latéralement de deux excrois-

sances aliformes qui serviront à la dissémination de la graine et de son support caduc. Ces excroissances font défaut dans la section *COLYMBOEAE*.

En résumé, l'inflorescence femelle des Araucariées représente un type floral simplifié, si on le compare à celui des autres Pinoïdées. On y retrouve la disposition strobilaire des appendices sur un axe terminal, mais l'ovule présente avec la bractée mère une liaison intime qui porte sur le parenchyme et sur le système vasculaire; de sorte que, même en admettant entre les deux organes un support ovulifère intermédiaire entre eux, on doit considérer ce support comme dérivé de la bractée et sans relation avec l'axe de l'inflorescence.

Van Tieghem admet à tort la distinction vasculaire dès l'axe entre la bractée et l'écaille ovulifère. Strasburger a montré que cette distinction n'existe pas, mais cet auteur croit cependant à la nature axillaire de l'écaille ovulifère réduite, par analogie avec les autres Pinoïdées. Eichler voit dans cette écaille un dédoublement tangentiel de la bractée. Il faut convenir que les faits semblent ici donner raison à cette manière de voir que l'auteur étend, à tort, à toutes les Conifères, sauf à quelques Taxées.

De l'exposé général qui précède, on peut conclure que, chez toutes les Pinoïdées, les ovules sont en relation avec un système vasculaire formé de faisceaux inversement orientés par rapport à ceux d'une bractée foliaire sous-jacente. Tantôt ce système, peu développé, est en relation exclusive avec celui de la bractée (*Dammara*, *Araucaria*); tantôt, tout en contractant adhérence avec ce dernier, il se relie plus ou moins au cercle vasculaire de l'axe d'inflorescence (*Cunninghamia*, *Athrotaxis*); tantôt enfin, et c'est le cas le plus général, délaissant toute liaison avec le système foliaire, il se relie directement au cercle de l'axe, à la manière d'une insertion vasculaire de rameau (autres Pinoïdées).

Le développement de l'organe qu'innervent le système vasculaire supérieur et sa liaison parenchymateuse avec la bractée elle-même, offrent les mêmes transitions. Presque nulle chez les *Araucaria*, l'écaille ovulifère devient plus manifeste chez le *Cunninghamia* et surtout chez les *Athrotaxis* où elle égale en développement la bractée sous-jacente. Elle est prédominante chez les autres Taxodiées et chez les Cupressinées, tout en restant soudée à la bractée. La soudure s'atténue et l'écaille ovulifère prend une

indépendance déjà manifeste chez le *Sciadopitys*. L'indépendance atteint son plus haut degré chez les Abiétinées où l'écaille se montre comme un organe axillaire presque complètement libre, de la base au sommet.

Quant à la nature morphologique de cet organe, elle reste ambiguë. Si l'on admet, avec Braun, Caspary, Mohl, Van Tieghem que c'est un bourgeon monophylle ou di-phylle, il faut convenir qu'aucun de ces auteurs ne nous renseigne sur les parties qu'on doit attribuer à l'axe et aux feuilles. Si l'on adopte l'opinion des Dickson, Baillon, Strasburger, Bertrand qui voient dans l'écaille ovulifère entière un axe aplati, on doit reconnaître que cet axe est singulièrement anormal à son sommet.

Quant à la théorie de dédoublement de la bractée mère que soutient Eichler, elle ne s'applique qu'à un petit nombre de cas et ne repose sur aucune observation du développement.

Les explications actuellement proposées ne sont donc pas entièrement satisfaisantes et nous pensons que l'étude de l'ordre d'apparition des vaisseaux dans l'organe en voie de développement pourrait aider à éclairer cette question controversée.

La même conclusion est applicable à celles des Taxoïdées qui présentent un système vasculaire inverse dans leur support ovulifère.

§ II. — POLLINISATION

Dans les Conifères, le transport du pollen de la fleur mâle à la fleur femelle est le résultat de l'action du vent; mais d'autres facteurs entrent en jeu pour amener les grains à l'endroit précis de l'organe femelle où doit s'effectuer la germination. Delpino et surtout Strasburger ont étudié ces phénomènes.

Dans tous les cas, les lèvres du micropyle (1) secrètent un liquide où s'amasse le pollen. Cet orifice joue donc le rôle récepteur d'un stigmate d'Angiosperme. Mais là se borne l'homologie, car il n'intervient pas dans la germination du grain de pollen qui s'effectue sur le nucelle lui-même.

1. Nous employons cette expression pour désigner l'ouverture apicale du sac tégumentaire de l'ovule par analogie de position avec celle qu'on observe chez les Angiospermes. On verra qu'elle n'a pas tout à fait le même rôle. C'est donc là une extension du mot *micropyle*, lequel, d'ailleurs, ne préjuge pas de la fonction elle-même.

C'est chez les Taxées, c'est-à-dire chez celles des Conifères où l'ovule est le moins protégé par des organes accessoires, que cette sécrétion est surtout abondante. Elle forme, à l'orifice micropylaire, une gouttelette saillante qui s'évapore après avoir reçu le pollen, et entraîne les grains à la surface du nucelle, au fond de la chambre pollinique.

Chez les Cupressinées, la situation dressée et saillante des ovules leur permet aussi de recevoir directement, sur la gouttelette apicale, les grains de pollen entraînés par le vent.

Il n'en est pas tout à fait ainsi chez les Abiétinées où les ovules renversés et protégés d'une manière plus effective par les bractées ou les écailles, ne sont pas exposés aussi directement à l'apport de la poussière fécondante. C'est pourquoi les organes voisins des ovules jouent un rôle intermédiaire dans l'acte de la pollinisation.

Chez les Pins (*Pinus*, *Pumilio*, *P. sylvestris*), les jeunes cônes dressés ont des écailles ovulifères bien développées au moment de l'anthèse. Les bractées sont petites et minces (Fig. X, 3). Une sorte de quille ou stylet (2 et 3 q) proémine de la face interne de l'écaille, entre les ovules dont les lèvres micropylaires sont formées de cellules qui secrètent un liquide transparent (3, Tg). C'est en roulant sur les écailles ovulifères, le long de deux cannelures situées de part et d'autre de la quille, que les grains de pollen viennent se déverser sur les lèvres micropylaires qui les arrêtent. L'évaporation du liquide achève de les introduire dans la chambre pollinique du sommet du nucelle (Fig. XVIII). La quille centrale, qui d'ailleurs se dessèche et disparaît bientôt, semble avoir pour rôle de répartir l'apport pollinique en deux courants dirigés vers les orifices ovulaires.

Chez les *Picea* (*P. excelsa*, *P. nigra*) la quille centrale n'existe pas; les écailles sont plus développées et leur sommet est récurvé à l'extérieur, formant ainsi, pour l'ensemble du cône, des ouvertures dont l'orifice est dirigé perpendiculairement au rachis. Des cannelures de l'écaille dirigent les grains de pollen vers les orifices ovulaires.

Chez les Sapins et les Mélèzes, c'est au contraire la bractée mère qui est prédominante et qui joue un rôle intermédiaire dans la pollinisation. Elle offre une saillie médiane qui rappelle la quille des Pins. Chez le Mélèze, l'une des lèvres micropylaires, la plus interne, est développée en forme de cimier de casque : c'est une lèvre qui joue, vis-à-vis du pollen, le rôle récepteur le plus important (Fig. XVII, 6). On rencontre une semblable disposition chez les Sapins.

La pollinisation, chez le *Sciadopitys* et les Taxodinéés, s'effectue comme chez les Abiétinées et les Cupressinées, c'est-à-dire avec ou sans

le concours supplémentaire des organes voisins des ovules, suivant que leur situation est plus ou moins saillante, dressée ou renversée.

Chez les Araucariées, les grains de pollen, glissant sur l'écaille et atteignant l'ovule, se trouvent immédiatement en contact avec le nucelle qui, au moment de la pollinisation, fait saillie hors du tégument.

Les phénomènes qui suivent immédiatement l'anthèse, chez les Conifères, consistent, pour l'ovule, en une croissance en épaisseur du sommet du tégument qui ferme l'orifice micropylaire. Le pollen se trouve inclus. Chez les Taxoïdées, le développement en épaisseur du tégument et de l'arille devient manifeste dès cette époque. Lorsque les organes accessoires doivent jouer un rôle dans la protection de la graine, ils commencent aussi à se développer (*Microcachrys*, *Dacrydium*). Dans les Pinoïdées, ce sont ces organes accessoires (bractées, écailles) qui prennent surtout un accroissement prédominant. La transformation du tégument ovulaire en tégument séminal est moins précoce, en raison même de cette protection surnuméraire due aux appendices.

Chez les Araucariées, c'est à la croissance apicale des bractées qu'est due l'occlusion du strobile. Il en est de même chez le *Cunninghamia* où l'écaille ovulifère, faiblement représentée, ne joue qu'un rôle insignifiant.

Le rôle de l'écaille ovulifère dans l'occlusion du cône devient effectif chez les *Athrotaxis* et prédominant chez les autres Taxodinéés ainsi que chez le *Sciadopitys*. Il en est de même chez les Cupressinées. Pour les Abiétinées, c'est exclusivement aux écailles ovulifères qu'est dévolu le rôle d'occlusion.

Dans les Conifères à cône (Pinoïdées), soit que les écailles se rejoignent par simple application valvaire, soit qu'elles se recouvrent partiellement par imbrication, on remarque ordinairement des appareils accessoires qui complètent la fermeture du strobile. Tantôt des poils épidermiques couvrent les écailles sur les régions en contact (la plupart des Cupressinées, Abiétinées, Taxodinéés), tantôt les épidermes s'appliquent et se soudent intimement par une sécrétion oléo-résineuse (*Pinus*, *Taxodium distichum*), tantôt enfin il se produit une croissance parenchymateuse commune à toutes les écailles qui transforme en un fruit bacciforme le strobile primitif (*Juniperus*).

RÉSUMÉ.

Des faits exposés dans ce chapitre, il résulte que c'est seulement chez les Taxoïdées que les ovules sont nus pendant leur transformation en graines. Encore cette infériorité physiologique est-elle compensée par un développement énorme du tégument et l'addition d'un arille souvent bien développé. Ces plantes n'ont pas de cône vrai.

Chez les Pinoïdées ou Conifères vraies, les ovules ne sont réellement nus que jusqu'à l'anthèse. Les appareils accessoires qui les enferment ensuite en un strobile clos constituent, pour le plus grand nombre d'entre elles, un appareil protecteur que pourraient leur envier beaucoup d'Angiospermes.

La protection de l'ovule et de la graine est ainsi réalisée par des organes de signification morphologique variable, si on les compare au système végétatif de la plante. Tantôt, c'est une dépendance immédiate de l'ovule même (*tégument*) qui remplit ce rôle; tantôt, c'est son support immédiat (*écaille ovulifère*); tantôt enfin, c'est à un organe plus voisin encore du système végétatif (*bractée mère*) qu'est dévolue, en partie ou en totalité, la fonction protectrice des graines. Si l'on ajoute que la fonction stigmatique est remplie par l'ovule lui-même, au moins dans ce qu'elle a d'essentiel (fixation et germination du pollen), on voit qu'on ne saurait homologuer ces organes, disparates quant à leur nature et quant à leur rôle, aux carpelles des Angiospermes, dont la fonction stigmatique constante et le rôle protecteur, sinon exclusif, du moins toujours effectif, manifestent, dans ce groupe élevé, une modalité adaptative plus précise que celle qui préside à l'accomplissement des mêmes fonctions chez les Conifères.

Dès lors, les expressions *fleur*, *inflorescence*, déjà peu limitées chez les Angiospermes, deviennent plus vagues encore chez les Conifères. Dans ce dernier groupe de plantes, l'ovule tégumenté assumant tout ou partie des fonctions dévolues à la fleur des Angiospermes, en est le représentant le plus approché. Il faut alors réserver le nom d'inflorescence à l'ensemble des organes plus ou moins modifiés qui relient cette fleur réduite au système végétatif de la plante.

CHAPITRE II

MORPHOLOGIE ET PHYSIOLOGIE SPÉCIALES DES APPAREILS REPRODUCTEURS

Nous comprendrons sous ce titre, l'exposé du développement et de la structure intime de l'ovule jusqu'à la formation du gamète femelle; nous y ajouterons l'histoire morphologique du gamète mâle d'après les travaux récents de Belajeff et de Strasburger; enfin l'étude des phénomènes intimes qui président à la rencontre et à l'union des deux gamètes sexués, pour la formation de l'œuf, complètera ce chapitre.

§ I. — LE GAMÈTE FEMELLE

A. Développement de l'ovule et du sac embryonnaire.

Cette phase du développement de l'appareil reproducteur offre la plus grande homologie chez les Gymnospermes et les Angiospermes; c'est seulement à partir du stade de la division du noyau primaire du sac embryonnaire que les phénomènes qui précèdent la différenciation du gamète femelle deviennent plus complexes dans le premier groupe.

Dans le *Taxus baccata*, la formation du tégument débute par le cloisonnement d'une couronne de cellules sous-épidermiques autour du mamelon conique qui termine l'axe floral (Fig. XIII, 2, t, t). Il se forme ainsi un bourrelet circulaire qui s'accroît par des divisions successives de ces cellules. L'épiderme suit l'accroissement, en prenant des cloisons perpendiculaires à son plan.

C'est aussi par le cloisonnement d'une assise sous-épidermique que

début la formation du nucelle (2, *N*). Les segments issus de cette division s'empilent en direction centripète, de sorte que le méristème formateur reste situé sensiblement à la hauteur du point de coalescence du tégument

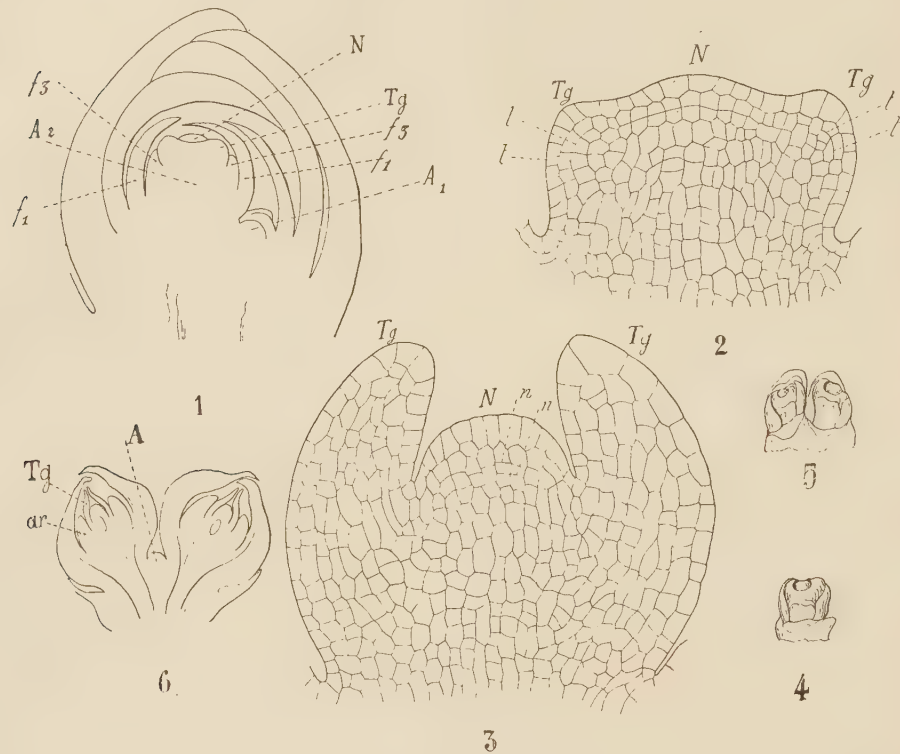


FIG. XIII. (D'après Strasburger.)

Taxus baccata. Développement de l'ovule. (D'après Strasburger.)

1. — Coupe longitudinale suivant le plan médian commun à l'axe du second degré *A*₁ et à l'axe porte-ovule *A*₂; *f*₁, *f*₃, première et troisième paires de bractées décussées; *N*, nucelle; *Tg*, tégument. Gr. 45 D.
2. — Coupe longitudinale médiane du sommet de l'axe *A*₂; *N*, mamelon nucellaire dont l'assise sous épidermique est déjà divisée; *Tg*, tégument, naissant par le cloisonnement de l'assise sous-épidermique; *t*, *t*, premières cloisons formées. Gr. 180 D.
3. — Stade plus avancé; *n*, *n*, cloisons successives de l'assise sous-épidermique du nucelle. Gr. 180 D.
4. — Un ovule demi-développé, entouré de ses trois paires de bractées décussées.
5. — Une inflorescence double.
6. — *Torreya nucifera*. Une inflorescence normale à deux fleurs. *A*, sommet végétatif de l'axe de troisième degré par rapport à la pousse végétative normale; *Tg*, tégument; *ar*, arille. La figure montre une seule des deux paires de bractées décussées insérées sur l'axe de quatrième degré que termine l'ovule. (D'après Strasburger.)

avec le nucelle (Fig. XIII, 3). On verra plus loin que c'est aussi à ce même niveau que se différencient les cellules mères des sacs embryonnaires.

Le méristème ci-dessus ne concourt pas seul à la formation du nucelle

chez le *Taxus*. A un certain stade du développement, les cellules épidermiques deviennent elles-mêmes génératrices et fournissent une épaisse calotte hémisphérique (Fig. XIV).

A l'époque de la pollinisation, le développement du tissu nucellaire est achevé : c'est alors que commencent à devenir distinctes les cellules mères des sacs embryonnaires. Ce stade est marqué par un rétrécissement de

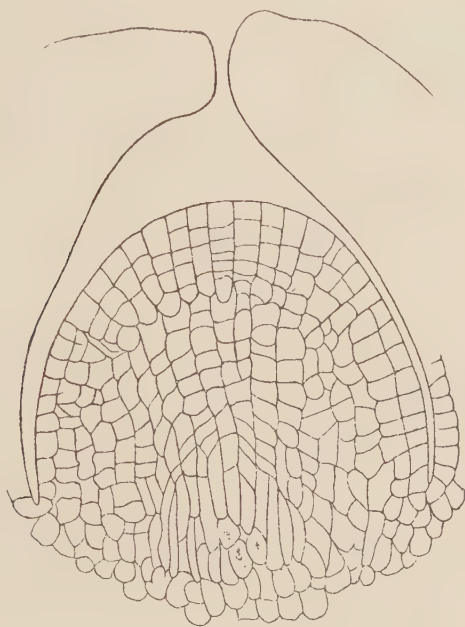


FIG. XIV.

Taxus baccata. Développement de l'ovule. (D'après Strasburger.)

Coupe longitudinale médiane du nucelle pris au stade pendant lequel les cellules mères primordiales commencent à se différencier. La figure montre trois de ces cellules. Le tissu qui les surmonte immédiatement dérive de l'assise sous-épidermique du mamelon primitif, comme les cellules mères primordiales elles-mêmes, qui en constituent chacune le segment interne de la première division de cette assise. Ce tissu, qui est l'équivalent d'une calotte très développée, est renforcé extérieurement par une coiffe épaisse qui dérive des divisions de l'épiderme du mamelon. Le contour seul du tégument a été figuré pour montrer le rétrécissement de l'orifice mycropytaire. Gr. 230 D.

l'orifice micropylaire. Quelques cellules, dérivées des cellules sous-épidermiques du mamelon ovulaire primitif, se distinguent de leurs voisines par leur grosseur et par leur contenu plus riche. Comme elles occupent la base du méristème engendré par l'assise sous-épidermique primitive, on peut les considérer comme des segments inférieurs de la première division de cette assise. [Cellules mères primordiales de Warming; cellules sub-apicales de Guignard (*Angiospermes*)].

Les files de cellules nucellaires qui les surmontent, dérivant des *cellules apicales*, doivent être considérées comme une *calotte* qui s'augmente des files voisines de cellules que fournissent les autres segments supérieurs de l'assise sous-épidermique primitive.

De ces cellules subapicales, une seule, ou parfois plusieurs (Fig. XV)

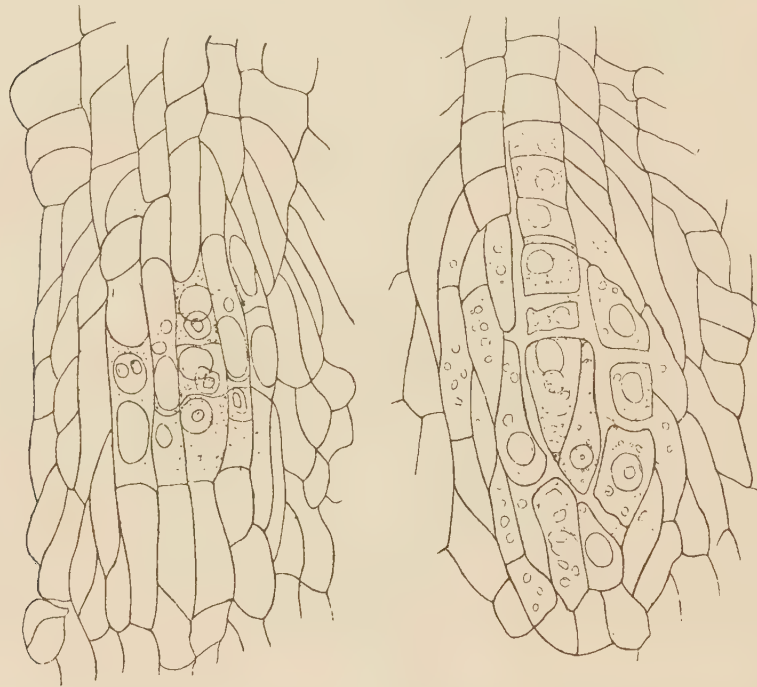


FIG. XV.

FIG. XVI.

Taxus baccata. Développement de l'ovule. (D'après Strasburger.)

FIG. XV. — Portion du nucelle comprenant un groupe de cellules mères primordiales. Une des cellules médianes s'est divisée en trois cellules superposées. Gr. 400 D.

FIG. XVI. — Stade plus avancé. De ce groupe de trois cellules, l'inférieure qui ne subit plus de divisions a grossi : elle devient directement le sac embryonnaire ; les deux cellules supérieures ont déjà subi d'autres bipartitions pour constituer au-dessus du sac une calotte renforcée latéralement par des divisions concomitantes des éléments voisins. Gr. 400 D.

se divisent en trois segments superposés. Un seul atteint son évolution complète et devient le sac embryonnaire. C'est le segment inférieur qui se différencie de la sorte en refoulant les cellules sœurs à la partie supérieure et en détruisant les cellules du nucelle sur sa périphérie.

La division de la cellule subapicale en plusieurs segments, dont un seul se développe en sac embryonnaire, est un phénomène qui se retrouve, identique, chez les Angiospermes (Guignard). Quelques-unes de ces der-

nières offrent, de même, la pluralité des cellules subapicales (*Rosa livida*, d'après Strasburger, *Eriobotrya japonica*, d'après Guignard).

On retrouve le même mode de développement de l'ovule et du sac chez

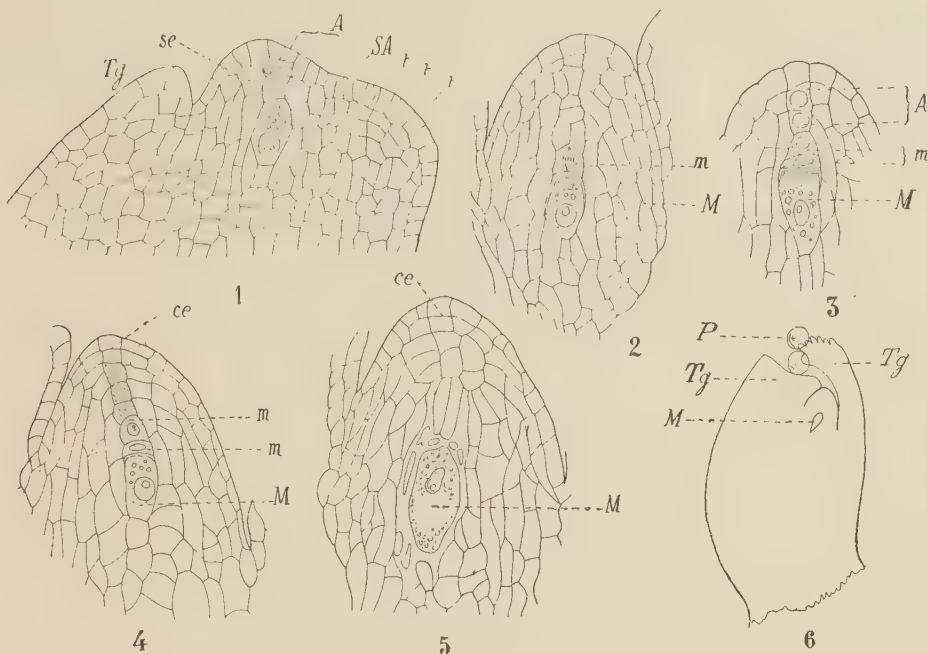


FIG. XVII. (D'après Strasburger.)

Larix europæa. Développement du sac embryonnaire. (De 1 à 5, Gr. 180 D.)

1. — Coupe longitudinale médiane du nucelle. *A*, cellule apicale divisée en deux segments dont le supérieur s'est lui-même subdivisé pour former une calotte; *se*, cellule sous-épidermique divisée; *SA*, cellule subapicale ou cellule mère primordiale du sac; *t, t, t*, cellules sous-épidermiques divisées pour la formation du tégument; *Tg*, tégument.
2. — « Id. » Stade plus avancé; la cellule subapicale s'est divisée en deux segments *M* et *m*, séparés par une épaisse membrane; le segment inférieur *M* déjà plus développé sera le sac embryonnaire (*macrospore*); le segment sœur *m* est en voie de division.
3. — « Id. » Stade plus avancé. Le segment supérieur est divisé en deux cellules *m*. Le sac embryonnaire *M* grossit de plus en plus; *A*, calotte.
4. — « Id. » Même phase environ avec une calotte à trois assises et la division des cellules épidermiques du nucelle *ce*.
5. — « Id. » Sac embryonnaire développé après avoir refoulé et disloqué les cellules voisines.
6. — Profil peu grossi d'un ovule adulte au moment de la pollinisation. *M*, sac embryonnaire; *Tg*, tégument; *P*, grain de pollen. Gr. 40 D.

le *Ginkgo biloba*, le *Podocarpus chinensis*, le *Thuja occidentalis*. Cependant, chez le *Ginkgo*, l'épiderme du nucelle ne se divise pas, tandis que chez le *Podocarpus*, c'est à cette assise qu'est due la majeure partie du tissu nucellaire. La pluralité des cellules mères primordiales ne s'observe pas chez le *Thuja occidentalis*. Il en est ordinairement de même chez les Abiétinées, où

la cellule subapicale se trouve isolée de bonne heure et située plus profondément par rapport au niveau d'insertion du tégument.

Chez le *Larix europæa*, dès le début de la formation du tégument, à l'automne, une cellule axile sous-épidermique du nucelle se divise en une cellule apicale et une cellule subapicale. Cette dernière se développe beaucoup et se remplit d'amidon; la cellule apicale donne, par une ou deux divisions, une mince calotte (Fig. XVII, 1).



FIG. XVIII. (D'après Strasburger.)

Pinus Pumilio. Coupe longitudinale d'un ovule au moment de la pollinisation. Les cellules du sommet du nucelle sont dissociées et forment une chambre pollinique. Un grain de pollen à ampoules y est déposé. Les cellules de la calotte du sac embryonnaire ainsi que les cellules latérales voisines se cloisonnent et forment un méristème qui tend à localiser le sac dans le funicule ovulaire.

Au printemps, la cellule subapicale (1, SA) se divise et donne un petit segment supérieur dont elle se sépare par une épaisse cloison (2, Mm).

Le segment supérieur se divise à son tour, de sorte qu'il se constitue, comme dans les cas précédemment étudiés, une série de trois cellules filles superposées dont l'inférieure devient le sac embryonnaire (Fig. XVII, 3, 4). il faut cependant remarquer que la différenciation de ce dernier a commencé à devenir manifeste avant la constitution définitive de ce groupe tri-cellulaire, et que l'ordre des divisions est centrifuge au lieu d'être centripète. On ne saurait attacher une grande importance à cette différence lorsqu'on

voit le sac embryonnaire, chez les Angiospermes, dériver soit directement d'une cellule sous-épidermique (*Lilium*, etc.) soit d'un segment issu lui-même de la division simple ou multiple de cette dernière (*Medicago*, *Orobanchus*, *Clematis*, etc.)

Le sac grandit ensuite en refoulant les cellules du nucelle pendant que la calotte s'accroît et s'augmente de la division simultanée des cellules voisines. L'épiderme lui-même concourt, comme chez le *Taxus*, à former le tissu supérieur de l'organe (Fig. XVII, 4, 5).

Les phénomènes sont analogues chez les *Pinus sylvestris* et *P. Pumilio*. Cependant, la formation de la calotte composite, qui forme presque tout le tissu du nucelle adulte, est plus précoce. Elle se forme toujours par le jeu d'un méristème qui comprend la cellule apicale et les cellules voisines de même ordre (Fig. XVIII). Cette différenciation du nucelle et du sac n'est complète qu'à la fin de l'année. Au printemps suivant, le sac se remplit d'endosperme.

B. Formation de l'endosperme et différenciation du gamète femelle.

L'exposé morphologique qui précède nous montre une homologie parfaite entre le nucelle des Conifères et celui des Angiospermes. L'organe est seulement plus développé chez les Conifères, mais cette différence s'explique par la nudité de l'ovule pendant son développement et aussi, comme il a été dit plus haut, par le rôle récepteur que joue le nucelle vis-à-vis du grain de pollen tout entier.

L'homologie précitée semble cesser quand on observe la suite du développement du sac. On sait que, chez les Angiospermes, le noyau de cette grande cellule subit un nombre limité de divisions et que l'oosphère, ou gamète femelle, est le produit de la différenciation immédiate de l'un des segments formés. L'oosphère des Gymnospermes se différencie à la suite de phénomènes morphologiques plus complexes.

Chez les Conifères, le noyau primaire du sac subit un grand nombre de divisions et les noyaux filles se disposent, libres, en une double rangée, à la périphérie du sac. Bientôt, des cloisons celluloses apparaissent entre les noyaux et, désormais, c'est par une division karyokinétique régulière et complète que se forme un tissu qui achève de remplir la cavité centrale du sac. Pendant ce temps, ce dernier s'accroît et se substitue à une partie du nucelle dont les cellules disloquées se résorbent et semblent servir à

nourrir l'active prolifération cellulaire de l'intérieur du sac. On donne le nom d'*endosperme* à ce nouveau tissu, riche en matières nutritives.

Certaines des cellules périphériques de l'endosperme acquièrent, de bonne heure, des dimensions plus considérables que leurs voisines. Ces cellules spéciales dérivent directement des premiers noyaux filles du noyau primaire du sac; c'est à leurs dépens que se forment les *corpuscules*, appareils complexes que leur développement, leur structure et leur mode de fonctionnement pendant la fécondation, assimilent aux archégones des Cryptogames vasculaires.

La cellule d'endosperme, mère du corpusculé, se divise par une cloison horizontale en une grande cellule inférieure et une petite cellule supérieure.

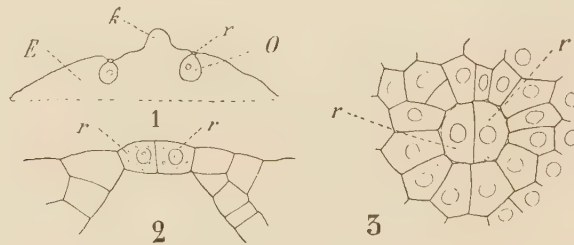


FIG. XIX. (D'après Strasburger.)

Ginkgo biloba.

1. — Sommet d'un endosperme avec deux archégones comprenant l'oosphère *O* et la rosette *r*; *k*, éminence médiane de l'endosperme. Gr. 8 D.
2. — Rosette à deux cellules, vue de profil; *r*, *r'*, cellules de la rosette. Gr. 180 D.
3. — Rosette à deux cellules, vue de face. Gr. 180 D.

Celle-ci se subdivise par une ou plusieurs cloisons perpendiculaires à la première en deux (*Ginkgo*, Fig. XIX), en quatre (Cupressinées) ou en un plus grand nombre (*Picea*, Fig. XX) de segments. Outre ces divisions radiales, des divisions tangentielles peuvent se produire qui augmentent l'épaisseur du petit massif cellulaire ainsi formé (Abiétinées, Fig. XX).

Ce massif est désigné sous le nom de *rosette du corpuscule*: c'est par un canal, formé par écartement des cellules de la rosette que pénétrera le tube pollinique, comme un anthérozoïde pénètre par le col d'un archégone. L'assimilation du corpuscule avec ce dernier appareil se complète par la formation, aux dépens de la grande cellule inférieure, d'une petite cellule, isolée par division au-dessous de la rosette, et dont le rôle consiste à écarter les cellules de cette dernière pour former, un peu avant la fécondation, le canal qui doit livrer passage au tube vecteur du gamète mâle. C'est la *cellule de canal* (Fig. XX, *A*, *cl*). Quant à la cellule sœur infé-

rieure, très développée, pourvue d'un gros noyau et d'un abondant protoplasme, elle constitue le gamète femelle ou *oosphère*.

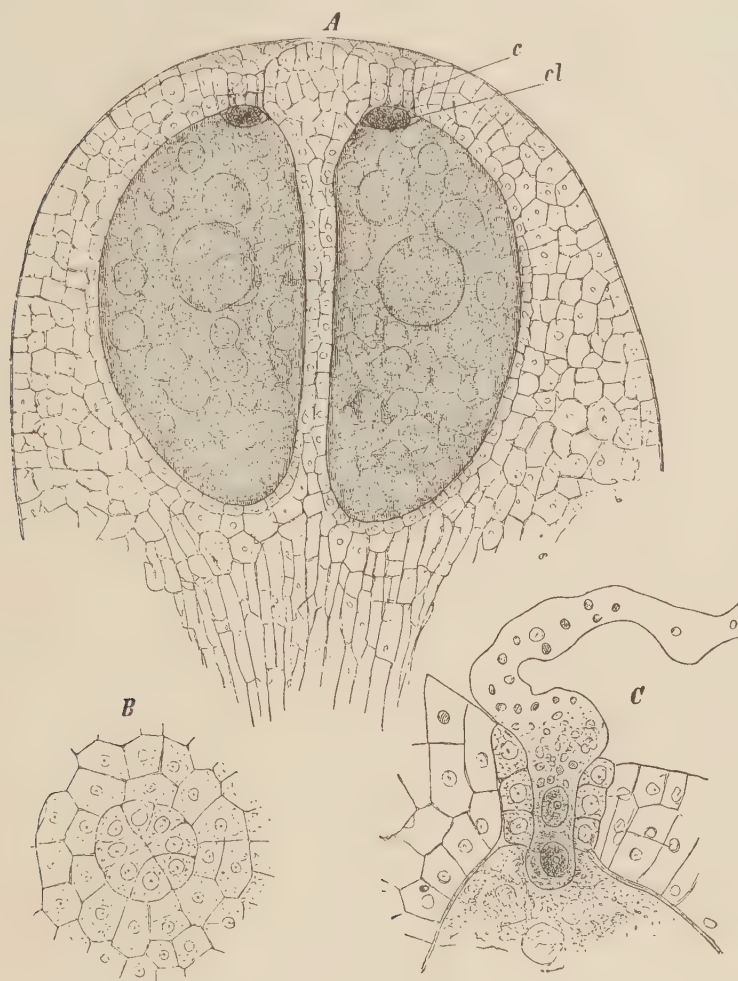


FIG. XX. (D'après Strasburger.)

Picea vulgaris Lk.

- A. — Endosperme avec deux corpuscules avant la fécondation; *c*, rosette comprenant deux étages de cellules; *cl*, cellule de canal.
 B. — Une rosette vue d'en haut.
 C. — Tube pollinique pénétrant dans l'oosphère en écartant les cellules de la rosette. — Les deux cellules filles génératrices sont seules visibles; les deux noyaux libres ne sont pas visibles sur cette figure.

Tel est la constitution d'un corpuscule. C'est un véritable archégone formé toujours d'une grosse cellule inférieure, l'oosphère, que surmonte

une cellule de canal et une rosette plus ou moins complexe destinée à former le col.

Le nombre des corpuscules et leur situation relative dans l'endosperme varient dans le groupe. On en trouve de deux à cinq dans les Abiétinées ; ils sont isolés les uns des autres par des cellules de l'endosperme. On les rencontre au contraire plus nombreux et contigus chez les Cupressinées. Dans le *Ginkgo*, ils sont largement distants les uns des autres (Fig. XIX, 1).

L'assimilation des corpuscules des Conifères aux archégones des Cryptogames vasculaires conduit à considérer l'endosperme, aux dépens duquel ils prennent naissance, comme un véritable prothalle, formé par la germination d'une macrospore qui est le sac embryonnaire. Seulement, ce prothalle est interne et adhérent à la plante mère. Il a pour fonction principale, outre la production des corpuscules, de nourrir le jeune embryon pendant les premières phases du développement. Il n'est pas inutile de rappeler que, chez certaines Cryptogames vasculaires hétérosporées, le prothalle femelle remplit un rôle de nutrition tout semblable.

Si, pour faire une comparaison de même ordre entre les Conifères et les Angiospermes, nous interrogeons la genèse du gamète femelle chez ces dernières à partir de l'individualisation du sac, nous assistons à une réduction des phénomènes morphologiques qui rend, tout d'abord, l'homologie plus obscure.

Rappelons brièvement ces phénomènes d'après la description précise qu'en donne Guignard (1) pour le *Lilium Martagon*.

En se divisant, le noyau primaire du sac donne deux noyaux filles qui, par deux bipartitions successives forment, chacun, une tétrade de noyaux libres à l'intérieur du sac. De la tétrade supérieure, trois noyaux, accompagnés de leurs sphères directrices et d'une certaine quantité de protoplasme, s'entourent d'une fine membrane *albuminoïde* et constituent les synergides et l'oosphère qui se fixent au sommet du sac. Le quatrième noyau, frère de celui de l'oosphère, reste libre : c'est le noyau polaire supérieur. Dans la tétrade inférieure une répartition analogue se produit : trois noyaux entrent dans la constitution de trois cellules antipodes qui, munies d'une membrane ordinairement cellulosique, occupent la base du sac.

1. *Nouvelles études sur la fécondation*. Ann. Sc. bot. T. XIV, 1891.

Le quatrième noyau reste libre : c'est le noyau polaire inférieur. Il s'unit à son homologue supérieur et forme avec lui le noyau secondaire du sac embryonnaire, origine de l'albumen.

Telle est, en ses traits essentiels, la structure du sac au moment de la fécondation, et depuis longtemps déjà, avant même que nos connaissances sur cette structure fussent aussi précises qu'elles le sont aujourd'hui, on avait homologué à l'endosperme la formation de noyaux libres à l'intérieur du sac des Angiospermes.

Cette comparaison est légitime, car, comme nous le verrons plus loin, les phénomènes essentiels de l'union des gamètes sexués sont les mêmes dans les deux groupes et l'origine du sac est identique. Il est donc rationnel d'admettre que, chez les Angiospermes, la simplicité de la genèse du gamète femelle, à partir du noyau primaire du sac, représente une réduction de l'ensemble des phénomènes morphologiques qui accompagnent cette même genèse chez les Conifères.

On pourrait aller plus loin et tenter de rechercher si, dans ces deux formations, l'une complexe, l'autre réduite, on peut rencontrer des homologues partielles. Bien qu'on ne puisse, quant à présent, émettre que des hypothèses sur ce sujet, des travaux récents permettent d'entrevoir dans l'avenir quelques éclaircissements à cette question.

Les recherches de Guignard (1) sur les divisions nucléaires qui précèdent les phénomènes de la fécondation ont montré qu'il est possible d'établir l'instant précis où apparaît l'un des caractères de la sexualité. Ce caractère, qui peut d'ailleurs n'être pas exclusif, se manifeste par la réduction et la constance du nombre des chromosomes dans les noyaux. Il faut remarquer qu'une différenciation de cet ordre ne semble pas conférer au noyau qui en est le siège un caractère exclusivement sexuel, car des descendants directs et immédiats de ce noyau peuvent reprendre l'état somatique ordinaire. Enfin l'on observe, chez les noyaux ainsi différenciés, une tendance à perdre l'activité karyokinétique : ils ne subissent plus qu'un nombre limité de divisions rapides et incomplètes quant à la formation des membranes d'enveloppe celluloses.

Dans le *Lilium Martagon*, c'est le noyau primaire du sac qui se constitue ainsi avec un nombre réduit et fixe (12) de chromosomes. Le même caractère se manifeste dans sa descendance *immédiate* ; mais, alors que le noyau fille supérieur conserve le caractère et le transmet à sa lignée (*oosphère, synergides, noyau polaire supérieur*), le noyau fille inférieur

1. Voy. *Nouvelles études sur la fécondation*, etc. Ann. Sc. nat. Bot., XIV, 1891.

perd cette qualité, et c'est avec le caractère somatique ordinaire que se constituent les *antipodes* et le *noyau polaire inférieur*.

Chez les Conifères, nous savons seulement que les cellules mères des corpuscules se forment aux dépens des premiers noyaux libres qui proviennent de la division du noyau primaire du sac. Si l'on admet (et il faut convenir que ce n'est là qu'une hypothèse) que ce noyau primaire s'est constitué, comme chez les Angiospermès, avec un nombre réduit et fixe de chromosomes (1), on peut supposer que ce caractère s'est conservé dans les premiers produits de la division, pour se perdre ensuite dans l'épaisse formation cellulaire qui forme le reste de l'endosperme avec des caractères nettement somatiques.

L'activité caryokinétique se montre ici plus prolongée que chez les Angiospermès : ce phénomène est en relation avec le nombre et la complexité des formations archégoniales.

Cependant, si ces considérations nous permettent de voir une certaine homologie, d'une part, entre la tétrade supérieure du sac des Angiospermès et la formation de noyaux libres d'où dérivent les corpuscules, et d'autre part, entre la tétrade inférieure et le reste de l'endosperme, il faut convenir qu'on ne saurait actuellement préciser davantage. Ajoutons que le mode de formation de l'albumen des Angiospermès par copulation préalable de deux noyaux, l'un nettement somatique, l'autre sexuel (ou frère de noyau sexuel) ne reçoit, de ces hypothèses, aucune explication satisfaisante.

On peut entrevoir, néanmoins, quel profond intérêt philogénique s'attache actuellement à la détermination précise du moment où apparaît le caractère de réduction et de constance dans le nombre des chromosomes nucléaires.



§ II. — LE GAMÈTE MALE

Sans remonter jusqu'à la formation du grain de pollen à l'intérieur du sac pollinique, il est nécessaire de dire un mot de sa constitution pour nous aider à comprendre les phénomènes de la fécondation chez les Conifères et surtout pour en tirer quelques points de comparaison avec les autres plantes vasculaires.

1. Et l'on est d'autant plus fondé à penser qu'il en est ainsi que, pour l'organe mâle, Guignard a montré l'homologie qui existe, à ce point de vue, entre le noyau primaire du grain de pollen des Gymnospermès (*Ceratosamia*) et celui des Angiospermès.

On sait que, chez les Angiospermes, le grain de pollen se divise, avant sa maturité, en deux segments inégaux dont l'un, petit, devient ensuite libre à l'intérieur de l'autre, plus grand, qui semble, extérieurement, constituer tout le grain (Fig. XXI, 1).

La petite cellule donne le gamète mâle : c'est la *cellule génératrice*; la grande cellule sert à former le tube pollinique vecteur du gamète : c'est la *cellule végétative*.

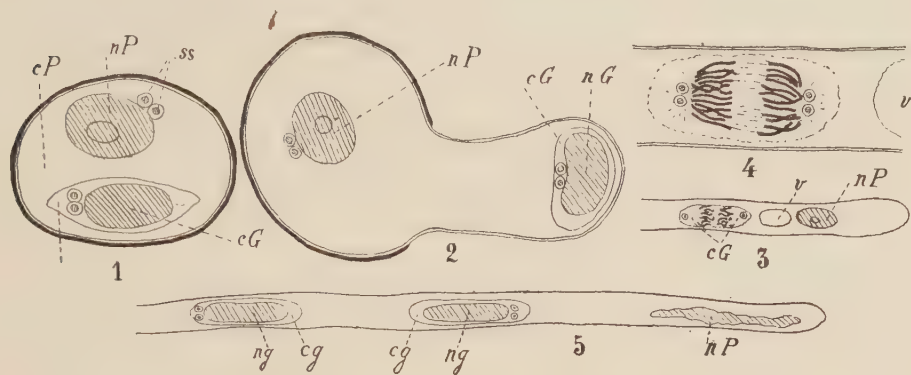


FIG. XXI. (D'après les dessins de Guignard.)

Lilium Martagon. Grain de pollen; développement du tube.

1. — Grain de pollen au repos; *nP*, noyau de la grande cellule du grain; *ss*, les deux sphères directrices au repos; *cG*, cellule génératrice avec son noyau et ses deux sphères directrices. Cette cellule est libre à l'intérieur de la grande cellule *cP*. Gr. 560 D.
2. — Grain de pollen au début de la germination. Mêmes lettres. *nG*, noyau de la cellule génératrice libre *cG* situé au sommet du tube. Ce cas est exceptionnel; c'est ordinairement le noyau végétatif *nP* qui pénètre le premier. Gr. 560 D.
3. — Phase plus avancée; mêmes lettres; le noyau végétatif *nP* a dépassé la cellule génératrice *cG*; cette dernière est en voie de division; *v*, vacuole. Gr. 180 D.
4. — Portion plus grossie de la figure précédente montrant les détails de la division du noyau de la cellule génératrice; 12 segments chromatiques, se rendent aux pôles de part et d'autre pour constituer les deux noyaux des cellules filles génératrices. Gr. 560 D.
5. — Tube pollinique après la division de la cellule génératrice; *cg*, *cg*, cellules filles génératrices avec leur noyau; *nP*, noyau végétatif de la grande cellule pollinique. Ce noyau est en voie de résorption.

Chez les Conifères, on observe de même une subdivision inégale de la cellule pollinique, mais plus irrégulière quant à l'époque où elle se produit et quant au nombre des segments formés.

Tantôt la division s'effectue dès le sac pollinique, comme chez les Angiospermes; tantôt elle ne se produit qu'au moment de la germination du grain sur le nucelle. Le nombre des petits segments formés varie généralement de un à trois : lorsqu'ils sont multiples, ces segments se forment *successivement* (1) aux dépens de la grande cellule du grain qui passe ensuite

1. Juranyi (1884) et Guignard (1889) l'ont montré pour les Cycadées; Strasburger a confirmé le fait pour le *Larix* en 1884, pour d'autres Conifères en 1892.

à l'état de repos. Un seul d'entre eux (1), le dernier formé, donnera le gamète mâle. Ce segment n'est pas entièrement comparable à la cellule génératrice libre des Angiospermés, car ce n'est qu'après une division ultérieure de son noyau que prend naissance, chez les Conifères, la cellule génératrice qui deviendra libre dans le tube pollinique et donnera, par division, comme chez les Angiospermés, deux gamètes mâles dont un seul semble, dans la fécondation, jouer un rôle actif vis-à-vis du gamète femelle. Quant à la cellule sœur de la cellule génératrice, elle paraît avoir pour rôle de mettre cette dernière en liberté (Strasburger).

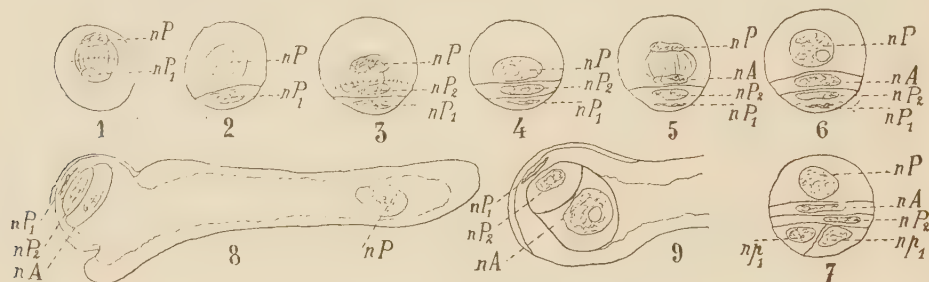


FIG. XXII. (D'après les dessins de Strasburger.)

Ginkgo biloba. Grain de pollen à l'état de repos et au moment de la germination.

- 1 à 7. — Stades successifs des divisions cellulaires du grain de pollen; nP , nP_1 , nP_2 , nA , noyaux issus des divisions successives du noyau primaire du grain de pollen; la fig. 7 montre un exemple où le noyau nP_1 , issu de la première division, a subi une bipartition nouvelle en donnant les deux noyaux filles nP_1 . La fig. 6 représente l'état ordinaire de la microspore avant la formation du tube pollinique; nP est le noyau de la grande cellule qui donnera ce tube; nA , le noyau de la cellule interne la plus récente ou cellule anthéridiale.
8. — Germination du tube pollinique; mêmes lettres que pour la fig. 6.
9. — « Id. » Phase plus avancée montrant la croissance de la cellule anthéridiale avant sa division.

De même que l'on compare le sac embryonnaire des Phanérogames à la macrospore des Cryptogames vasculaires, de même on reconnaît comme appareils homologues le grain de pollen et la microspore. Les divisions successives de la cellule pollinique représentent une formation prothallienne qui, encore appréciable chez les Gymnospermés, atteint, chez les Angiospermés, son ultime réduction.

1. Jusqu'à ces dernières années, on croyait que, chez les Gymnospermés, le rôle générateur était dévolu à la grande cellule du grain, la petite cellule ou les petites cellules (quand il y en a plusieurs) constituant un corps résiduel sans rôle actif et résorbé sur place pendant la fécondation. On sait aujourd'hui, par les recherches de Belajeff (1891) et de Strasburger (1892), que c'est l'une des petites cellules qui donne le gamète mâle, la grande servant seulement, comme chez les Angiospermés, à former le tube pollinique.

Si, achevant la comparaison, nous voulons appliquer à ce prothalle réduit les expressions usitées pour ce même appareil plus complexe chez les Cryptogames vasculaires, la partie végétative du prothalle comprendra, pour les Conifères, la grande cellule du grain de pollen et les segments *successifs* qu'elle a isolés; le dernier segment, dont la division ultérieure donne une cellule génératrice (cellule mère d'anthérozoïdes des Cryptogames) et une cellule stérile qui la supporte, représentera, avant sa division, une cellule mère d'anthéridie. Nous l'appellerons, avec Strasburger, *cellule anthéridiale* (Fig. XXII). Après la division, l'anthéridie se compose d'une

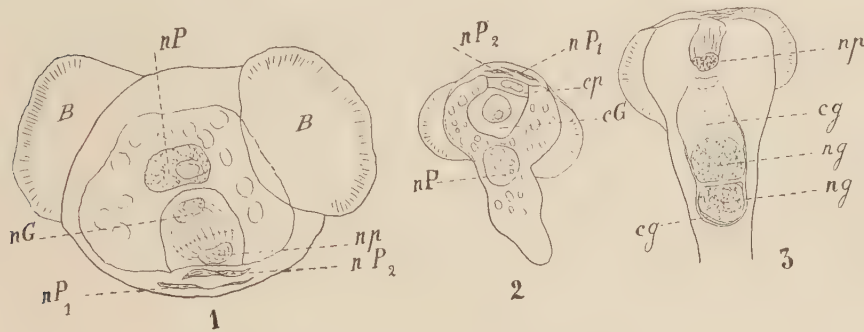


FIG. XXIII. (D'après les dessins de Strasburger.)

Picea vulgaris Lk. Grain de pollen.

1. — Grain de pollen pendant la division de la cellule anthéridiale; *nG*, noyau générateur et *np*, noyau de la cellule pédicelle issus de cette division; une cloison commence à se former entre ces deux noyaux; *nP*, noyau de la grande cellule du grain; *nP₁*, *nP₂*, résidus nucléaires des premières divisions du grain de pollen; *B*, ampoules latérales formées aux dépens de l'exine. Gr. 400 D.
2. — Début de la germination du grain; mêmes lettres que ci-dessus; la cellule pédicelle *cp* et la cellule génératrice *cG* sont nettement distinctes et proéminent à l'intérieur de la grande cellule du grain. Gr. 180 D.
3. — « Id. » Phase plus avancée; la cellule pédicelle s'est rompue, mettant en liberté la cellule génératrice qui, d'autre part, s'est divisée en deux cellules filles *cg*, *cg*, dont les noyaux *ng*, *ng* sont très développés; *np*, noyau de la cellule pédicelle prêt à immigrer dans le tube.

cellule basilaire stérile (*cellule pédicelle*) et d'une cellule apicale qui forme seule le corps de l'anthéridie et constitue la cellule génératrice (Fig. XXIII, 2).

Chez les Angiospermes, la réduction porte sur la partie végétative du prothalle qui se compose du segment strictement nécessaire au transport du gamète, c'est-à-dire à la formation du tube pollinique. La réduction atteint de même la formation anthéridiale qui se synthétise en une seule cellule génératrice, de bonne heure isolée dans l'unique cellule prothallienne (Fig. XXI, 1).

Remarquons d'ailleurs que, chez celles des Conifères où la formation végétative prothallienne est le plus complexe, elle se réduit finalement à la grande cellule dont le seul rôle est utile : les segments supplémentaires s'atrophient (Fig. XXII, XXIII).

Le grain de pollen des Phanérogames nous apparaît donc comme une microspore donnant une formation prothallienne, non seulement réduite mais encore modifiée en partie quant à sa fonction. Chez les Cryptogames, le prothalle femelle se borne à donner l'appareil sexuel et comme il n'intervient pas dans le transport du gamète mâle jusqu'à l'oosphère, il donne cet appareil (anthéridie) à l'extérieur. Chez les Phanérogames, le prothalle joue, au contraire, un rôle important dans le transport de ce gamète (formation du tube pollinique) et c'est pour cette raison que l'appareil sexuel (anthéridie) naît à l'intérieur même de la cellule vectrice (grande cellule du grain, c'est-à-dire à l'intérieur même du prothalle. Née par bourgeonnement externe chez les Cryptogames, l'anthéridie naît par bourgeonnement interne chez les Phanérogames, et cette différence doit être considérée comme une modalité adaptative provoquée par des conditions extérieures différentes : la fécondation en milieu humide chez les premières, en milieu sec chez les secondes.



§ III. — LA FÉCONDATION

L'étude des phénomènes morphologiques qui précèdent et accompagnent l'union des gamètes sexués, chez les Gymnospermes, n'a pas encore atteint la précision que lui assignent, chez les Angiospermes, les remarquables travaux de Guignard.

On n'a pas déterminé notamment, dans tous les cas, le moment précis où apparaît dans les noyaux la constance du nombre des segments chromatiques qui semble être un des signes de leur sexualité. Le rôle des sphères directrices n'est pas non plus observé avec netteté.

Avant d'étudier la fécondation chez les Conifères, rappelons en quelques mots les phases principales de ce phénomène chez les Angiospermes, d'après la description précise qu'en a donnée Guignard (1) pour le *Lilium Martagon*.

Contrairement à ce qui se passe chez les Gymnospermes, la fécondation

1. *Nouvelles études sur la fécondation*. Ann. Sc. nat. Bot., t. XIV, p. 163, 1891.

suit de près la pollinisation. Lorsque le grain de pollen développe, sur le

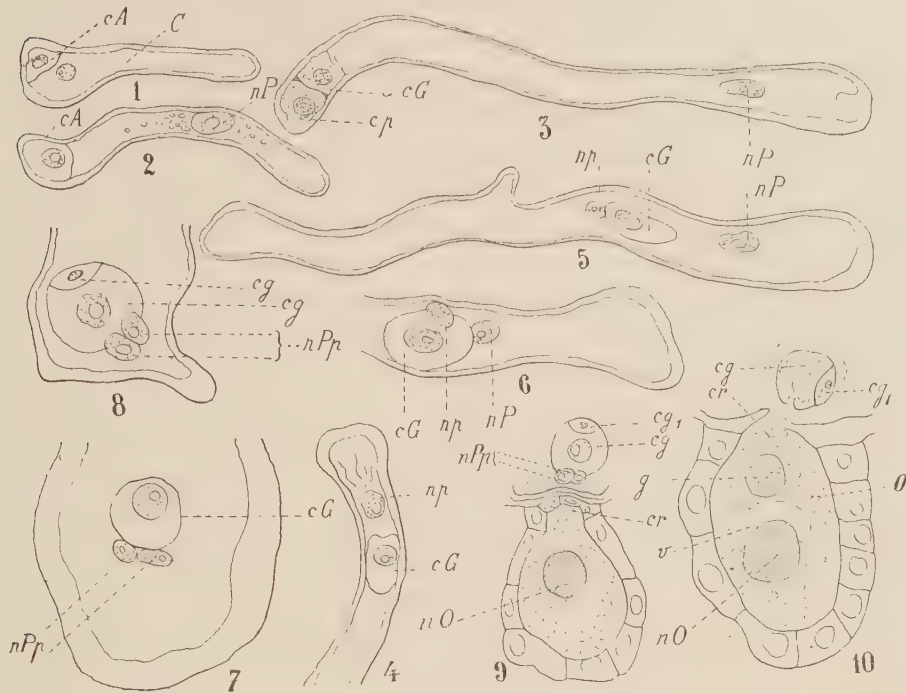


FIG. XXIV.

Taxus baccata. Phénomènes morphologiques de la fécondation. (Figures semi-schématiques, d'après les dessins de Belajeff.)

1. — Tube pollinique au début de la germination; *C*, grande cellule allongée en tube; *cA*, cellule anthéridiale, provenant, avec la grande cellule, de l'unique division du grain de pollen.
2. — Immigration du noyau *nP* de la grande cellule vers l'extrémité antérieure du tube; la cellule anthéridiale grossit.
3. — Division de la cellule anthéridiale en une cellule pédicelle *cp* et une cellule génératrice *cG*.
4. — Rupture de la cellule pédicelle et mise en liberté de son noyau *np* et de la cellule génératrice *cG* qui immigre dans le tube.
5. — Le noyau de la cellule pédicelle atteint la cellule génératrice *cG*.
6. — La cellule génératrice rejoint le noyau *nP* de la grande cellule du grain (noyau végétatif).
7. — Les deux noyaux libres *nPp* sont appliqués en avant de la cellule génératrice *cG*.
8. — La cellule génératrice s'est divisée en deux cellules filles, *cg*, *cg*, dont l'une est plus petite que l'autre.
9. — Tube pollinique appliqué sur la rosette du corpuscule peu de temps avant la fécondation; *cg*, grande cellule fille génératrice; *cg₁*, petite cellule fille génératrice; *cr*, rosette; *nO*, noyau de l'oosphère.
10. — Pénétration du gamète mâle dans l'oosphère; *nO*, noyau de l'oosphère; *v*, vacuole; *g*, gamète mâle formé par le noyau de la grande cellule fille génératrice et par une certaine portion du protoplasme de cette cellule; *cr*, cellules disloquées de la rosette; *cg*, grande cellule fille génératrice ouverte et en partie vidée, après la sortie du gamète mâle; *cg₁*, petite cellule fille génératrice non utilisée dans la fécondation.

stigmat, son tube pollinique, le noyau végétatif pénètre dans ce tube; la cellule génératrice, avec son noyau très développé, ses deux sphères direc-

trices et son protoplasme le suit à peu de distance en arrière; bientôt, elle se divise (Fig. XXI, 3, cG), chacun des noyaux filles se constituant avec douze segments (Fig. XXI, 4) comme s'était constitué, à un stade antérieur, le noyau primaire du grain de pollen lui-même. De ces deux noyaux filles qui ont la même valeur morphologique, un seul entrera en conjugaison avec l'oosphère pour former l'œuf. L'autre sera résorbé.

Lorsque le tube pollinique arrive au contact du nucelle, le noyau végétatif a disparu; lorsqu'il atteint le sommet du sac embryonnaire, il renfle son extrémité qu'il appuie fortement en refoulant la membrane du sac.

Soit qu'il passe à côté des synergides ou entre elles, soit qu'il traverse l'une d'elles, le tube envoie dans l'oosphère, sans temps d'arrêt, celui des deux noyaux générateurs qui doit opérer la fécondation. C'est le noyau antérieur qui, muni de ses deux sphères directrices placées en avant, va rapidement s'accoler au noyau de l'oosphère. Si tout le protoplasme de la cellule génératrice fille ne pénètre pas avec le noyau mâle, il en pénètre tout au moins une partie qui sert de substratum au noyau et aux sphères directrices. Pour les deux gamètes sexués mis en présence, la fusion des sphères deux à deux se produit d'abord, puis, les noyaux s'accolant fortement, mélangent leur plasma nucléaire sans que les deux charpentes chromatiques cessent toutefois d'être distinctes. L'œuf est dès lors constitué, car la première division intervient sans que la fusion des deux noyaux sexués soit plus complète. Le stade de la plaque nucléaire de l'œuf en division montre vingt-quatre segments chromatiques au lieu des douze segments avec lesquels s'étaient constitués les deux noyaux sexués. On peut donc dire, avec Guignard, que la fécondation a pour résultat essentiel de doubler le nombre des segments chromatiques dans le premier noyau de segmentation, comparé aux noyaux sexuels du tube pollinique et de l'oosphère. Il faut ajouter que la découverte, par le même auteur, des sphères directrices qui accompagnent toujours le noyau mâle ainsi que leur fusion avec celles du noyau femelle, montrent que, contrairement à l'opinion jusqu'alors adoptée, les noyaux ne sont pas les seuls corps essentiels dans l'acte de la fécondation.

Chez les Conifères, les phénomènes essentiels de la fécondation sont les mêmes que ceux qui viennent d'être décrits. Les différences sont d'ordre secondaire.

Chez le *Taxus*, le grain de pollen arrive, monocellulaire, sur le nucelle où il donne un petit segment interne unique qui représente la cellule anthéridiale (Fig. XXIV, 1). La grande cellule pousse, en même temps, son tube

pollinique qui s'introduit entre les cellules nucellaires. Le noyau de cette grande cellule, qu'on peut appeler cellule prothallienne ou cellule du grain, s'engage dans le tube. Pendant ce temps, la cellule anthéridiale grossit (2) puis se divise en donnant une cellule génératrice antérieure et une cellule pédicelle (3, *cG*, *cp*). La rupture annulaire de l'extrémité antérieure de cette dernière met en liberté la cellule génératrice qui s'engage à son tour dans

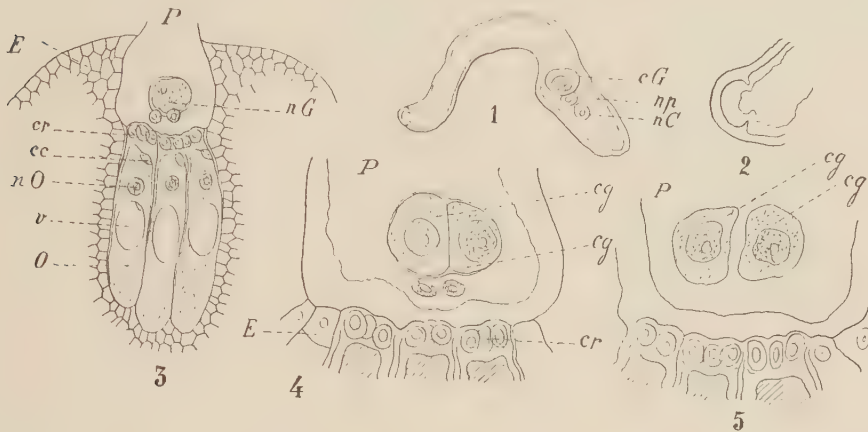


FIG. XXV. (D'après les dessins de Strasburger.)

Juniperus virginiana. Phénomènes morphologiques de la fécondation.

1. — Tube pollinique après la rupture de la cellule pédicelle et le cheminement, vers l'extrémité antérieure du tube, de la cellule génératrice *cG*, du noyau libre *np* de la cellule pédicelle et du noyau *nC* de la grande cellule du grain. Gr. 180 D.
2. — Portion plus grossie de la partie postérieure du tube, montrant le bourrelet interne annulaire produit par la rupture de la cellule pédicelle et la mise en liberté de la cellule génératrice. Gr. 400 D.
3. — Portion supérieure de l'endosperme *E* avec trois corpuscules (archégonés) contigus; *P*, sommet d'un tube pollinique arrivé au contact des rosettes *cr*; *nG*, noyau remplissant presque complètement la cellule génératrice avant sa bipartition; au-dessous, le noyau de la cellule pédicelle et celui de la grande cellule du grain; *cc*, cellule de canal; *O*, oosphère avec son noyau *nO* et une grande vacuole *v*.
4. — Stade plus avancé; la cellule génératrice se divise en deux cellules filles génératrices presque égales *cg*, *cg*; *E*, endosperme; *cr*, rosette. Gr. 180 D.
5. — Stade plus avancé que le précédent; les deux cellules filles génératrices sont libres; les deux noyaux libres ont disparu. Gr. 180 D.

le tube, suivie par le noyau libre de la cellule pédicelle rompue (4 et 5). La cellule génératrice atteint l'extrémité du tube et les deux noyaux libres de la cellule pédicelle et de la grande cellule du grain se disposent au-devant d'elle (6 et 7). A ce stade, le tube pollinique est arrivé au contact de la rosette d'un corpuscule. La cellule génératrice grossit, puis se divise en deux segments inégaux (8, *cg*, *cg1*).

A un stade plus avancé, qui est celui de la fécondation, la rosette se disloque, la membrane de la plus grande des deux cellules filles de la cellule

génératrice s'ouvre et laisse échapper le noyau mâle accompagné de protoplasme et probablement (?) (Strasburger) des deux sphères directrices. Ce gamète pénètre dans l'oosphère et les noyaux se fusionnent (1). Bien que le noyau mâle soit, en apparence, plus petit que celui de l'oosphère, Stras-

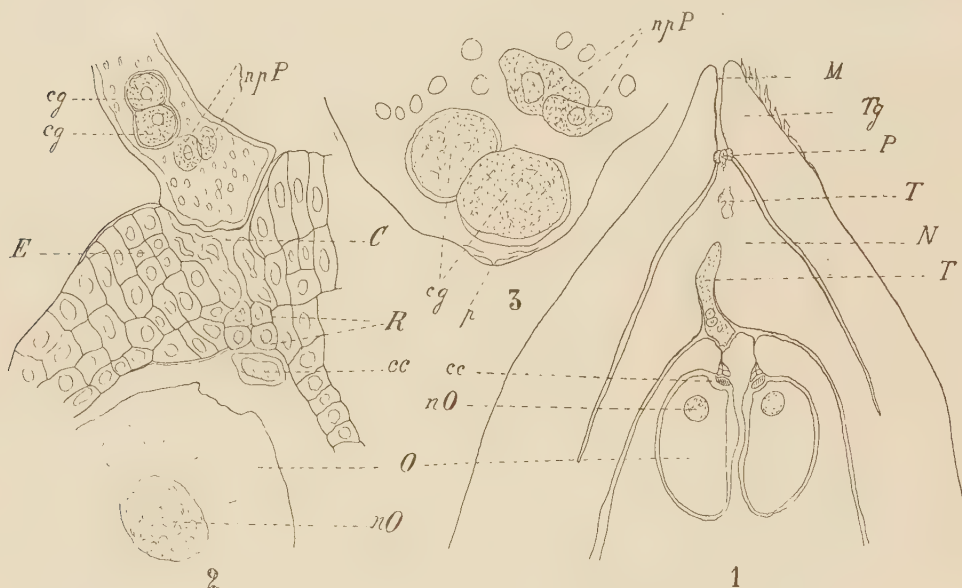


FIG. XXVI. (D'après Strasburger.)

Pinus sylvestris. Phénomènes morphologiques de la fécondation.

1. — Coupe longitudinale médiane de la partie supérieure d'un ovule montrant un tube pollinique qui pénètre jusqu'à l'endosperme. *M*, micropyle; *Tg*, tégument; *P*, grain de pollen; *T*, tube pollinique sectionné en tronçons par le rasoir; *O*, oosphère; *nO*, noyau de l'oosphère; *cc*, cellule de canal. Gr. 45 D.
2. — Portion plus grossie de la coupe précédente. *E*, endosperme; *npP*, noyaux libres provenant, l'un de la cellule pédicelle, l'autre de la grande cellule du grain de pollen; *cg*, *cg*, les deux cellules filles génératrices un peu avant leur complète division; *R*, rosette; *cc*, cellule de canal; *O*, oosphère avec son noyau *nO*. Gr. 180 D.
3. — Sommet du tube pollinique à un stade plus avancé que dans la fig. 2; *cg*, cellules filles génératrices libres, presque remplies par leur noyau; *npP*, les deux noyaux libres (cellule pédicelle et grande cellule du grain); *p*, ponctuation fermée par une mince membrane. Gr. 400 D.

burger pense que la quantité de chromatine est égale pour chacun et que la fécondation se fait à parties égales de part et d'autre.

Chez le *Ginkgo*, le nombre des segments prothalliens du grain de

1. Belajeff et Strasburger, à qui nous devons ces recherches, ne nous renseignent exactement ni sur le rôle du protoplasme et des sphères directrices, ni sur le degré de fusion des deux noyaux sexués. Strasburger semble admettre que les phénomènes sont, en tous points, comparables à ceux des Angiospermes, tels qu'ils sont décrits par Guignard.

pollen s'élève à trois ou quatre. Les premiers formés se résorbent et la cellule anthéridiale ne commence à grossir et à se diviser que plusieurs mois après la pollinisation. La fécondation s'effectue en octobre dans les ovules tombés sur le sol. C'est dans le sac pollinique que s'effectuent les divisions prothalliennes du grain de pollen.

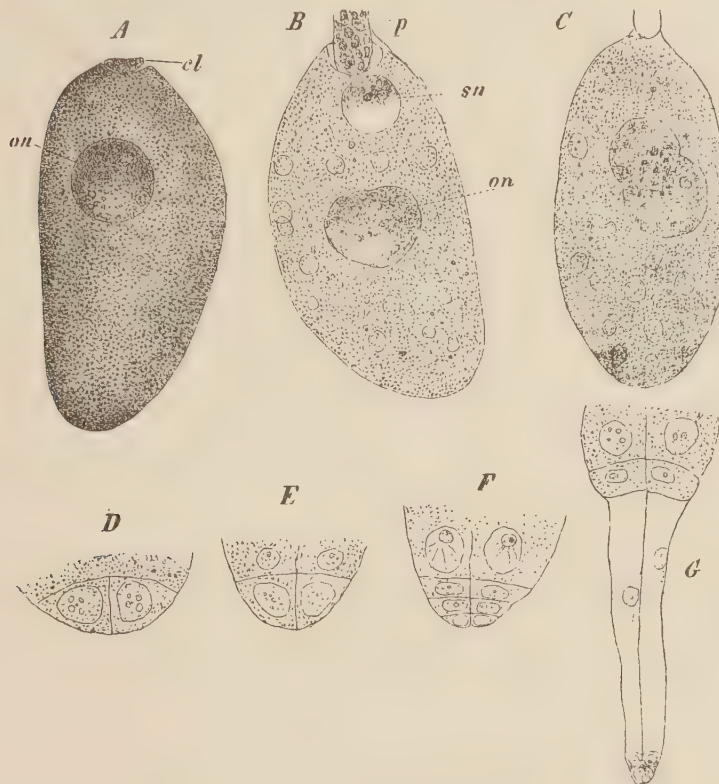


FIG. XXVII. (D'après Strasburger.)

Picea vulgaris Lk. Fécondation et premières divisions de l'œuf.

- A. — Oosphère avant la fécondation; la cellule de canal *cl* la surmonte.
- B. — Oosphère pendant la fécondation; *p*, extrémité du tube pollinique; *sn*, un gamète mâle pénètre dans l'oosphère; *on*, noyau de l'oosphère.
- C. — Oosphère au moment de la fusion des deux gamètes mâle et femelle. Le tube pollinique a achevé de se vider.
- D, E, F, G. — Premiers stades de la formation de l'embryon.

Chez les Cupressinées, tout se passe comme chez le *Taxus*, avec cette différence que le sommet du tube pollinique couvre à la fois les rosettes de plusieurs corpuscules contigus (Fig. XXV). En outre, les deux cellules génératrices filles sont sensiblement égales.

Le grain de pollen ne donne qu'un petit segment qui est, comme chez

l'If la cellule anthéridiale. Ce segment se forme dès le sac pollinique chez les *Thuja*, *Biota*, *Chamaecyparis*. Il prend naissance sur le nucelle chez les *Cupressus* et *Juniperus*.

Chez les Abiétinées, le grain de pollen donne, dans l'anthère, plusieurs segments dont les premiers se résorbent (*Pinus*, *Larix*, *Picea*, Fig. XXIII). Chez les Pins, le tube pollinique pousse immédiatement après l'anthèse, mais bientôt cette croissance s'arrête et ce n'est qu'au printemps de l'année suivante que la cellule anthéridiale donne la cellule pédicelle et la cellule génératrice. La division de cette dernière, avant la fécondation, donne deux cellules filles presque égales (Fig. XXVI.)

Chez les *Picea*, il en est de même, si ce n'est que les formations anthéridiales sont plus rapides, la fécondation suivant, dans la même année, la pollinisation. Chez le *Picea vulgaris*, on observe facilement le caractère de bourgeonnement intra-cellulaire de la cellule anthéridiale (Fig. XXIII). Quant aux phénomènes intimes de l'union des gamètes, ils sont moins bien étudiés dans les Abiétinées que dans les autres groupes, le tube pollinique et l'oosphère se remplissant de substances de réserve qui gênent l'observation (Fig. XXVII). Strasburger pense que tout se passe comme chez les Angiospermes.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

SUR

LA FLEUR FEMELLE DES CONIFÈRES

Les Conifères se distinguent des Angiospermes par la genèse du gamète femelle suivant un mode complexe qui les rapproche des Cryptogames vasculaires : ce sont, comme ces dernières, des Archégoniates (1). Elles s'en distinguent, d'autre part, et se rapprochent des Angiospermes, par d'autres particularités de structure des appareils mâle et femelle, qui sont le résultat de l'adaptation à la fécondation en milieu sec.

Si le mamelon cellulaire qui donne naissance aux corpuscules doit être considéré comme l'homologue du macrosporange des Cryptogames vasculaires, il en diffère cependant par une enveloppe immédiate qui est l'équivalent morphologique du tégument ovulaire des Angiospermes. L'apparition du tégument constitue, en ce qui concerne l'organe femelle, une ligne de démarcation entre les Cryptogames et les Phanérogames.

La séparation n'est pas moins profonde avec l'organe mâle, par la substitution du gamète immobile à l'anthérozoïde cilié des Cryptogames vasculaires.

Ces deux caractères, communs aux Gymnospermes et aux Angiospermes qu'ils réunissent en un même groupe auquel on peut conserver le nom de Phanérogames (2), sont d'ailleurs corrélatifs l'un de l'autre.

En effet, la fécondation en milieu sec entraîne une modalité nouvelle pour le prothalle mâle qui joint désormais, à sa fonction normale productrice du gamète, un rôle vecteur remplaçant, pour ce dernier, l'appareil automateur disparu. Divisé en deux phases distinctes (transport du grain de pollen sur l'organe femelle et formation du tube pollinique), ce rôle

1. Il en est de même des Cycadées et des Gnétacées qui n'ont pas été comprises dans la revue descriptive et critique que nous exposons. Chacun de ces deux groupes aurait pu être l'objet de comparaisons analogues à celles que nous développons, pour les Conifères, vis-à-vis des Cryptogames vasculaires et des Angiospermes.

2. A la condition de considérer cette expression comme conventionnelle, sans tenir compte de sa signification étymologique. Une semblable remarque est applicable aux Cryptogames.

vecteur provoque, pour favoriser la première, une réduction de la masse prothallienne, et pour aider la seconde, une formation anthéridiale à l'intérieur même de la cellule vectrice.

C'est comme un corollaire obligé de ce nouveau mode de transport du gamète mâle que nous devons considérer l'apparition, chez les Phanérogames, d'une enveloppe immédiate autour du macrosporange. Morphologiquement comparable chez les Gymnospermes et chez les Angiospermes, cette enveloppe, outre son rôle protecteur, immédiat pour le sporange, futur pour l'embryon, a pour objet de favoriser l'apport du gamète mâle au voisinage le plus immédiat du gamète femelle. Cette fonction n'est pas remplie d'une manière identique dans les deux groupes. Alors que, chez les Gymnospermes, l'ouverture apicale de l'enveloppe du sporange assume, avec ce dernier, la double fonction de recevoir le pollen et d'en provoquer la germination au voisinage de l'oosphère, une spécialisation fonctionnelle plus grande se manifeste chez les Angiospermes où la fonction stigmatique est dévolue à des organes accessoires. Chez ces dernières, l'ouverture apicale de l'enveloppe sporangiale ne donne accès qu'à la partie du tube pollinique strictement nécessaire à l'apport du gamète mâle.

Sous la réserve de cette distinction physiologique, l'enveloppe sporangiale est néanmoins comparable dans les deux groupes. L'organe tout entier est un ovule tégumenté.

Quant à la nature morphologique de l'ovule, elle a soulevé de nombreuses discussions, les uns donnant à cet organe une nature axile, les autres le considérant comme étant de nature foliaire. Ces distinctions sont, à notre avis, purement doctrinaires : elles semblent admettre que tout organe doit forcément appartenir à l'une ou à l'autre des catégories conventionnelles créées pour d'autres organes nettement définis. C'est méconnaître la loi générale qui préside à l'évolution des êtres organisés. S'il y a en effet une tendance indéniable à l'unité de plan, il ne s'en suit pas forcément une réalisation constante de cette unité. Pour préciser par un exemple, on rencontre tous les termes de passage entre les organes-tiges et les organes-feuilles quand on passe des Cryptogames vasculaires aux Phanérogames les plus élevées. Sans doute, dans cette échelle de perfectionnement, on voit la tendance à l'unité de plan affecter tous les organes, mais d'une manière inégale. C'est généralement le système végétatif qui subit le premier cette influence ; les appareils reproducteurs montrent une moindre plasticité adaptative.

De ce qu'un groupe de plantes a acquis, nets et précis, les caractères qui nous font distinguer un organe caulinaire d'un organe foliaire, il n'est pas permis de conclure que, dans tous les cas, une transformation organique aussi profonde doit atteindre les organes de la reproduction.

Le sporange des Cryptogames vasculaires doit être considéré comme une émergence qu'on ne saurait classer dans nos définitions conventionnelles de tiges ou de feuilles.

L'origine de l'ovule des Conifères, son développement, sa structure, ne permettent pas de lui assigner une nature morphologique plus précise et de le désigner par des expressions empruntées à des organes dont la différenciation phylogénique est plus profonde. Pour l'ovule des Angiospermes, si l'on admet les conclusions des auteurs qui assignent dans tous les cas à cet organe une nature foliaire, il faut avouer que ce n'est que par analogie qu'ils concluent dans le même sens pour certains groupes où cette nature foliaire ne ressort pas clairement des arguments qu'ils invoquent pour les autres (Polygonées, Chénopodées, Hélosidées, *Najas*, etc.).

Il faut donc reconnaître que si, chez les Angiospermes, l'ovule, qui a atteint l'adaptation la plus complète à la fécondation en milieu sec, tend le plus souvent à manifester, dans sa structure, une certaine homologie organique avec son support nettement différencié (feuille carpellaire), l'ambiguïté morphologique que l'on rencontre dans les supports ovulifères des Conifères nous autorise à penser qu'aucune assimilation semblable ne peut être tentée vis-à-vis des ovules des plantes de ce groupe.

En conséquence, nous considérons l'ovule des Conifères comme un macrosporange tégumenté, n'ayant d'autre signification morphologique que celle qu'il emprunte à sa fonction spéciale.

Quant aux supports d'ovules, beaucoup plus voisins des organes végétatifs que les carpelles d'Angiospermes, leur nature morphologique n'est pas suffisamment définie pour qu'ils puissent leur être homologués.

Seul, le corps reproducteur, c'est-à-dire l'ovule, est sensiblement comparable dans les deux groupes. Chez les Conifères, il synthétise les fonctions physiologiques d'une fleur femelle d'Angiosperme réduite à ses éléments essentiels, c'est-à-dire au pistil. Si, par extension, on comprend dans la fleur femelle des Conifères les organes voisins de l'ovule, il ne faut pas oublier que cette expression ne saurait être rigoureusement comparable à celle qui définit une fleur femelle d'Angiosperme.

